

# Dr. H. G. BRONN'S
# Klassen und Ordnungen
des
# TIER-REICHS,
wissenschaftlich dargestellt
## in Wort und Bild.

---

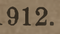
## Dritter Band.
## Mollusca (Weichtiere).

Neu bearbeitet von

**Dr. H. Simroth,**
Professor in Leipzig.

Mit auf Stein gezeichneten Abbildungen.

*136., 137. u. 138. Lieferung.*



**Leipzig.**
C. F. Winter'sche Verlagshandlung.
1912.


P.A.N. Inst. Biol. Dośw. im. M. Nenckiego
Biblioteka

Nach Figuren Pilsbrys würden sich in dieser Gruppe noch Aussackungen finden als Reste von Anhangsorganen.

Raublungenschnecken mit helixartiger Schale (Textfig. 204*C*. XXXVII 12 und 13).

Pilsbry, Pace, Godwin-Austen, Woodward, Collinge und Beutler gaben Schilderungen von *Natalina*, *Paryphanta* und *Rhytida*, am eingehendsten der letztere (Textfig. 204C).

Der Genitalporus verschiebt sich bei einzelnen nach rückwärts, doch in mäßigen Grenzen. Mit der Verlagerung hängt das wechselnde Verhältnis zum Columellaris zusammen. Bei *Paryphanta Hochstetteri* kreuzt der Penis die Retractoren beider rechten Tentakel nach Beutler, ein Fall, der wohl einzig dasteht. Und gerade eine Art derselben Gattung, *P. Edwardi*, hat die Öffnung fast bis zur Mitte nach dem Mantel zu verschoben nach Collinge, und *Rhytida Greenwoodi* selbst über diese Grenze hinaus.

Auch hier fehlen alle Anhänge, die letztgenannte Art hat nicht einmal eine Befruchtungstasche. Die Follikel der Zwitterdrüse ordnen sich in zwei Gruppen, deren Gänge sich erst zum Zwittergang vereinigen.

Das Atrium ist durchweg ganz kurz, man kann unter Umständen die männliche und weibliche Öffnung von außen erkennen. Und doch gibt es wesentliche Unterschiede. *Natalina* hat einen sehr langen Bursagang, die kuglige Bursa sitzt am Pericard. Bei *Rhytida* ist der Gang viel kürzer und erweitert sich kaum, und bei *Paryphanta* bildet die Bursa nur eine kaum abgesetzte muskulöse Tasche am Oviduct, in etwas wechselnder Höhe. Eigentümlich ist eine weitere Aussackung des Oviducts bei zwei *Natalina*-Arten; ein Blindschlauch steigt eine Strecke weit am Spermoviduct hinauf, von dem er sich nur auf Querschnitten unterscheiden läßt. M. Woodward vermutet in ihm einen vorläufigen Eierbehälter. Der Spermoviduct ist, wie bei den Raublungenschnecken schlechthin, durchweg ungespalten, der Uterusteil erweitert sich bei *Par. Hochstetteri* oben zu einem Divertikel, das indes bei gleicher Drüsenausstattung ohne Belang sein dürfte, wenn es nicht etwa die Aufgabe der hier fehlenden Befruchtungstasche übernimmt. Oviduct und Vagina, nicht weiter geschieden, tragen innen die gleichen Längsfalten.

Der männliche Abschnitt zeigt einige Differenzen. Das Vas deferens, verschieden, doch immer mäßig geschlängelt, steigt durchweg zum proximalen Ende des Penis auf, wo der Retractor ansitzt. Bei *Rhytida* aber scheint es einen eigenartigen Epiphallus zu bilden. Es schwillt unten zu einer Spindel an und steigt dann als Cylinder von der Stärke des Penis an diesem hinauf. Bei *Paryphanta* bleibt es in ganzer Länge eng. Die lange Rute ist entweder bandförmig flachgedrückt oder oben geschwollen. Bei *Natalina* bildet es vor dem Eintritt in den Penis eine kurze, weite Anschwellung, die man für einen Epiphallus halten möchte. Doch meint

Woodward, daß sie den eigentlichen auszustülpenden Penis berge. Distalwärts vom Retractor ist die innere Rutenwand, so weit untersucht, dicht mit Papillen besetzt. Eine untere Muskelscheide wird nirgends gemeldet. Deutet der Mangel auf das Vorwiegen der Copula über die Selbstbefruchtung? Die dunkle Färbung des Penis von *Par. Hochstetteri* würde dafür sprechen.

Histologisches (XXXVII 12 und 13).

Von Beutlers Angaben etwa folgendes: die getrennten Gänge der Zwitterdrüse bestehen aus einem Epithel, einer Muscularis und einer Adventitia von Leydigschen Zellen. Am Zwittergang verstärkt sich die Muscularis. Flimmerung setzt erst an seinem unteren Ende ein. Hohes Flimmerepithel trägt der gemeinsame Ausführgang der Eiweißdrüse mit eingeschalteten kleinen Zellen an der Basis, vermutlich Ersatzzellen. Es setzt sich scharf ab gegen das Drüsenepithel ihrer einzelnen Läppchen, das nur aus großen, secernierenden Zellen besteht, ohne Stützzellen dazwischen. Der weibliche Teil des Spermoviducts oder Uterus hat ein niedriges Epithel und die groben Schleimdrüsen, jede mit gesondert durchbrechendem Hals, zu Nestern geordnet darunter, die männliche Rinne oder der Samengang, in den sich die verzweigten Drüsensäckchen der Prostata öffnen, hat ein höheres Epithel nach unten zunehmend. Die Säckchen bestehen, wie die Eiweißdrüse, aus einem Drüsenepithel, jedoch mit Stützzellen dazwischen, und diese scheinen zu wimpern. Die Differenzierung ist also schärfer als bei *Daudebardia* (s. o.). Daß die Drüsenzellen verschieden aussehen je nach der Drüse, versteht sich von selbst. Der Anfangsteil des Spermoviducts über der Eiweißdrüse läßt die beiden Halbrinnen noch nicht erkennen. Sein Epithel ist von dem des Spermoviducts wie des Zwitterganges etwas verschieden, tingierbarer und wohl drüsiger Natur. Unter ihm liegen dichte Anhäufungen von Uterusdrüsenzellen, doch noch kleiner, konsistenter und ohne durchbrechende Zellhälse. Die Bursa trägt auf starker Muscularis sehr hohes Cylinderepithel, Oviduct, Vagina, Samenleiter und Penis haben niedrigeres, etwas wechselndes, nicht wimperndes Epithel und vorwiegend Ringmuskulatur. Drüsenzellen fehlen, dagegen sind im Penis und dem anliegenden Abschnitt des Samenleiters Pigmentzellen der Muskulatur selbst eingelagert.

Raublungenschnecken mit turmförmiger Schale. Streptaxiden s. l. (Textfig. 204 *A* und *B*).

Als jüngste Untersuchungen mögen die von Wiegmann an *Ennea* (*Edentulina* und *Acanthennea*), *Streptaxis* (*Eustreptaxis* und *Imperturbatia*), *Streptostele* (*Elma*) und *Priodiscus* genannt sein (Textfig. 204 A und B). Sie berücksichtigen die früheren von Pfeffer bereits. Thiele fügt einiges hinzu.

Die einzelnen Follikel der Zwitterdrüse gut getrennt oder in getrennte Gruppen geordnet, der Zwittergang im unteren Teile stark geknäuelt — Befruchtungstasche fraglich — Spermoviduct ziemlich kurz — Bursa rundlich mit langem Bursagang — der oberste Teil des Oviducts oder Uterushalses scheint durch seine Pigmentierung Drüseneinlagerung anzuzeigen, das innere Relief bildet auch hier netzartig verschmolzene Längsfalten — der Penis ist ein Schlauch, der in der unteren Hälfte von der Muskelscheide umfaßt wird. Der sekundäre Charakter dieser Scheide tritt hier klar hervor, denn der Samenleiter dringt zwischen Muskelscheide und Penisschlauch ein bis zum unteren Penisrande, wo er sich um 180° zurückschlägt, um am Penis wieder heraufzuziehen und in dessen oberes Ende neben dem Retractor zu münden. Ein Epiphallus wird nicht gebildet. Bei einer *Elma*-Form verlängert sich der Penis beträchtlich, und der obere Teil schwillt an, um sich nach unten stark zu verjüngen, noch immer außerhalb der Muskelscheide, in welche das Vas deferens in normaler Weise eindringt. Die Abweichung beruht also nicht auf Verschiebung während des Gebrauches, sondern ist typisch für die Art. Das Penisrohr trägt innen verhornte, oft gebogene und einseitig gekämmte Reizpapillen, die sich auch zu zwei vereinigen können, je nach den Arten. Bei *Ennea exogonia* schließen sie sich nach Thiele selbst zu Dornenreihen zusammen, ähnlich wie bei der Ligula von *Anadenus* (s. o.) Der Penisretractor, nicht diaphragmatisch, sondern ein Ast des Columellaris, kreuzt sich nicht mit dem Penis. Man kann das ebenso gut auf seinen abweichenden Ursprung zurückführen als auf die Lage der Geschlechtsöffnung, die in verschiedenem Maße gegen den Mantel hin verschoben ist. Das Atrium bleibt auch hier kurz, ebenso fehlen alle Anhangsorgane. Viviparität wurde bei einer Spezies beobachtet.

Das Wichtigste scheint bei den Streptaxiden die Ausstattung des Penis mit hochentwickelten Reizpapillen zu sein, die wohl auf regelrechte Copula hinweisen.

*Pseudosubulina* hat in den allgemeinen Umrissen nach Wiegmann Besonderheiten, indem der Samenleiter fast gestreckt zu einem ganz kurzen, runden Penis herabsteigt, dem eine auffallend lange und dicke Vagina gegenübersteht.

*Apera* (*Chlamydophorus*).

Von zwei Arten der eigentümlichen südafrikanischen Gattung (*A. natalensis* und *Burnupi*) gab Collinge übereinstimmende Beschreibungen. Die Vereinfachung ginge danach beinahe noch weiter. Denn der Spermoviduct spaltet sich in den langen Oviduct und einen ebensolchen, parallel ziehenden männlichen Gang, der, oben bereits wenig enger als der Eileiter, in der unteren Hälfte etwas anschwillt. Der obere Teil kann als Samenleiter, der untere als Penis gelten. Ein Unterschied läßt sich um so weniger feststellen, als ein Penisretractor fehlt. Ja bei

*A. natalensis* ist der ganze Schlauch oben am weitesten und verjüngt sich gleichmäßig in der unteren Hälfte. Das Atrium ist kaum angedeutet. Unten sitzt dem Oviduct eine gestielte Bursa an, deren Gang ebenso anschwillt, wie die Bursa selbst. Leider ist den Beschreibungen gegenüber Vorsicht am Platze, denn ein Paar Jahre später hat der Autor nochmals die Genitalien von *A. Burnupi* abgebildet und beschrieben. Hier aber ist ein langer, schlanker Penis, sogar mit einem minimalen Flagellum, offenbar in rudimentärem Zustande vorhanden, und auch ein langer Penisretractor fehlt nicht. Somit muß man auch der Schilderung der *A. natalensis* skeptisch gegenüberstehen.

*Schizoglossa* (Textfig. 204*D*).

Auch die Neuseeländerin aus den Schätzen des britischen Museums zu untersuchen, war Collinge vergönnt. Die Vereinfachung geht hier am allerweitesten. Von der Zwitterdrüse bis zum Spermoviduct verläuft alles normal. Die Spaltung ergibt einen sehr weiten Oviduct, der gestreckt zum kurzen Atrium verläuft, und einen parallelen engen männlichen Gang, der ganz unten etwas zum Penis anschwillt und hier wenigstens einen Retractor trägt. Eine Bursa fehlte bei den verschiedenen daraufhin untersuchten Individuen. Schade, daß wir über das Innere dieser interessanten Formen nicht unterrichtet sind. Korrektheit der Umrisse betont Collinge Hedleys älterer Beschreibung gegenüber.

Über *Rathouisia* s. *Atopos*

s. o. bei den Soleoliferen (S. 515). Als Raublungenschnecke kann die Form hier ihren Platz beanspruchen, und sie nimmt ihn mit Recht ein, da die Pfeildrüse bei ihr noch nicht in den Dienst der Fortpflanzung getreten ist, sondern als Simrothsche oder Lippendrüse ein paariges Organ bildet im Dienste des Nahrungserwerbs (oder vielleicht der Verteidigung).

Übersicht.

So homogen die Raublungenschnecken nach ihren Genitalien zunächst erscheinen, so kommt doch die Einheitlichkeit wohl allein vom Wegfall der Anhangsorgane, von denen nur bei *Streptostyla* und amerikanischen Glandinen einige Reste bleiben. Im übrigen herrschen viele Differenzen. Gemeinsam dürften etwa folgende Merkmale sein:

Die Zwitterdrüse zerfällt in einzelne gut getrennte Follikel,

der Spermoviduct spaltet sich höchstens auf eine kurze Strecke, so daß eine freie Prostata entsteht,

der Penis bildet einen einfachen Schlauch, ohne Glans, ausgenommen vielleicht bei *Natalina* (s. o).

Die Differenzen prägen sich etwa in folgendem aus:

Eine Befruchtungstasche ist vorhanden oder fehlt,

das Atrium kann lang oder kurz sein oder selbst fehlen, je nach den Gruppen,

die Bursa, stets ohne Divertikel am Gang, setzt in verschiedener Höhe ein, bald ist sie kurz, bald lang gestielt, bei *Schizoglossa* fehlt sie.

Der Samenleiter bildet bald einen Epiphallus, bald behält er sein enges Kaliber, bald verjüngt er sich. Meist schlängelt er sich und läuft erst bis in die Höhe des Genitalporus, um dann am Penis aufzusteigen. Bei *Apera* und *Schizoglossa* zieht er, zum Penis erweitert, in geradem Verlauf dem Eileiter parallel.

Der Penis ist bald ein einfacher Schlauch, bald ist er oben sackförmig erweitert, bald hat er unten eine sekundäre Muskelscheide, bald fehlt sie. Innen kann er glatt sein oder Reizpapillen tragen, fleischige oder kompliziert conchinöse; oder er führt Längswülste, darauf ein kalkiger Ritzer.

Der Penisretractor entspringt bald gesondert vom Diaphragma, bald von der Körperwand, bald ist er ein Ast des Spindelmuskels, bald fehlt er. Sein wechselndes Verhalten zu den rechten Tentakeln hängt wohl mit der Lage der Genitalöffnung zusammen, die sich beträchtlich nach hinten verschieben kann. Kreuzung findet nicht nur mit dem rechten Ommatophoren, sondern selbst mit beiden rechten Fühlern statt.

Die Spermatophore, soweit bekannt, bleibt immer glatt, doch läuft sie bald in einen Endfaden aus, bald fehlt dieser.

Selbst die Histologie bietet verschiedene Differenzen.

Hierzu kommen noch als Besonderheiten mindestens

der Verbindungsgang zwischen Penis und Bursagang bei manchen Testacellen,

der Blindschlauch am Oviduct von *Natalina*.

Bei näherem Zusehen löst sich somit die scheinbare Homogenität in eine Reihe von teilweise tiefgreifenden Unterschieden auf. Sie wird verstärkt durch die mancherlei Einrichtungen, die auf Selbstbefruchtung abzuzielen scheinen.

## Selbstbegattung und Selbstbefruchtung.

Selbstbegattung scheint nur möglich bei Schnecken mit getrennter männlicher und weiblicher Geschlechtsöffnung. Sie ist entsprechend bei *Limnaea* beobachtet (s. o.). Plate vermutet sie bei Oncidien (s. o).

Selbstbefruchtung ist mehrfach angenommen worden von Braun, Plate, mir u. a. In diesem Sinne nahm man die verschiedenen inneren sekundären Verbindungswege (s. o.). Entscheidend schien mir das Vorkommen mehrerer Spermatophoren im Epiphallus und Penis kaukasischer Raublungenschnecken (s. o.). Den Vermutungen steht jetzt Künkels positiver Nachweis gegenüber (l. c.). Ihm ist es geglückt, unsere einheimischen Arioniden und Limaciden vom Ei an isoliert aufzuziehen und zur Fortpflanzung zu bringen. Zu diesem experimentellen Beweis führt er aber noch einen histologisch-physiologischen bei *Arion empiricorum*. Hier werden, wie er zeigt, bei der Copula in der Spermatophore normale

Spermien übertragen. Diese verlieren aber in der Bursa durch Resorption ihre Schwänze, und in dieser Sekundärform vollziehen sie die Befruchtung der Eier in der Befruchtungstasche. Bei der Fortpflanzung einer isolierten Schnecke gelangen ebenfalls normale Zoospermien aus dem Epiphallus, aber frei ohne Spermatophorenbildung, in die Bursa, sie verlieren ebenso ihre Schwänze und vollziehen nunmehr in der Befruchtungstasche die Befruchtung der Eier. Hier ist also der Beweis mit aller wünschenswerten Schärfe geliefert. Gleichzeitig ergeben sich aber noch verschiedene Folgerungen. Einmal wird es endlich verständlich, warum die Spermien nicht gleich im Zwittergange die Eier befruchten, wenn die weibliche Reife eingetreten ist; sie bedürfen erst der Nachreife in der Bursa. Sodann wird bewiesen, daß die Spermatophorenbildung erst durch die Erregung des Vorspiels eingeleitet und bedingt wird.

Der letzte Punkt bedarf vermutlich einer Einschränkung. Die erwähnten mehrfachen Spermatophoren im Penis der Raublungenschnecken und im abnorm verschlossenen Atrium bei einem Urocyclus (s. o.) machen es unwahrscheinlich, daß auch hier die Abscheidung vom Vorspiel abhängig ist. Stellen sie Ausnahmen dar?

Endlich ist noch Künkels Nachweis von entsprechendem Werte, daß die Selbstbefruchtung bei den Heliciden (*Helix pomatia*, *Campylaea*) ausgeschlossen ist; sie pflanzen sich nur nach erfolgter Copula fort. Vermutlich wird man den Schluß nicht auf die Gehäuseschnecken schlechthin ausdehnen dürfen (s. u.).

### d) **Übersicht. Allgemeine Schlußfolgerungen.**

Der Versuch, ein allgemeines Bild von der Entstehung und Umbildung der Geschlechtswerkzeuge zu entwerfen, scheint mir, bei aller Unsicherheit im einzelnen, nicht mehr aussichtslos. Die zweifelhaften Punkte sollen besonders betont werden. Bereits in den Vorbemerkungen zu diesem Abschnitt habe ich meine allgemeine Auffassung skizziert. Sie bedarf jetzt näheren Eingehens und, womöglich, biologischer Begründung.

#### Zwitterdrüse und Zwittergang.

Der Lagerungswechsel der Zwitterdrüse in der Leibeshöhle, ob — in der Regel — in der Leber verborgen oder — wie besonders bei den Janelliden — vor dieser, hat mit den Genitalorganen selber nichts zu tun und bleibt für sie ohne Folgen. Der Grund liegt in anderen Organen.

Der verschiedene Zusammenschluß der zahlreichen Follikel erscheint bis jetzt von untergeordneter Bedeutung. Die Frage dagegen, ob jeder Acinus von Anfang an hermaphroditisch war, scheint verneint werden zu dürfen. Vielmehr deutet *Amphibola* mit der Lokalisierung der männlichen und weiblichen Keimzellen auf verschiedene Seiten an, daß die Acini

ursprünglich durch Verschmelzung getrennter männlicher und weiblicher Drüsen, wie sie den Turbellarien zukommen, entstanden.

Die gleiche Verschmelzung gilt wohl für den Zwittergang, da sein Anfangsteil bei *Chilina* auf der einen Seite wimpert, auf der anderen nicht. Die erstere dürfte die männliche sein. Der Unterschied verschwindet, sobald der Gang sich zu Samenblasen erweitert. Das tritt bald und unregelmäßig ein bei Basommatophoren. Allmählich regelt sich's, die Vesiculae seminales ordnen sich dicht nebeneinander. Meist rücken sie an das unterste, wesentlich verjüngte Ende des Zwitterganges.

Befruchtungstasche.

Mit dieser Stellung der Samenblasen beginnen die Unklarheiten, zum guten Teil wohl wegen der Unvollkommenheit der Untersuchungen. Nicht selten, bei Arioniden z. B., fehlen Samenblasen ganz, und ihre Stelle wird ersetzt durch Aufstauchung des hier zugleich erweiterten Zwitterganges zu einer Schlinge. Die meisten, namentlich die älteren Beschreibungen kennen den Begriff noch gar nicht und achten nicht auf das Organ, das nicht immer so groß wird, wie bei manchen Oncidiiden und Janelliden, sondern bei reifen Tieren meist in der Eiweißdrüse verborgen ist. Hier und da, bei *Succinea* namentlich, erscheint die Vesicula in Form mehrerer Blindsäckchen, und bei manchen Zeichnungen wird eine Zusammensetzung durch die Konturen angedeutet. Wahrscheinlich dienen diese Vesiculae ursprünglich als Samenblasen, wobei es kaum sich entscheiden läßt, ob für eigenes oder fremdes Sperma. Vermutlich wird man annehmen dürfen, daß das Sperma beim Herabgleiten im Zwittergang nicht in die Samenblasen eintritt, sondern von unten heraufsteigen muß.

Somit wären diese Blasen nicht die Befruchtungstasche selbst, sondern nur noch Reste, die dem obersten Ende des Spermoviducts anhängen. Dieses Ende, bei niederen Formen kaum weiter als der Zwittergang, dürfte die eigentliche Befruchtungstasche sein. Bei *Succinea* liegt der Unterschied klar; in anderen Fällen dagegen scheinen die Samenblasen mit dem oberen Ende des Spermoviducts durch eine gemeinsame Bindegewebshülle zusammengehalten, so daß ein nach dem äußeren Umriß einheitliches Organ herauskommt, so bei unseren Pentatänien.

Da ist es auffallend genug, daß nur der größere Hohlraum der Blase Sperma aufgespeichert hat, zu dem nachher bei der weiblichen Reife die Eier treten, um befruchtet zu werden, daß aber die mehrfachen Blindschläuche in der Wand, die ursprünglichen Vesiculae seminales, leer erscheinen. Haben sie ihre Funktion gewechselt und sind drüsig geworden? Histologische Umwandlung ist kaum nachgewiesen.

Somit sind wir über den Ort der Befruchtung wenigstens bei *Helix* klar und schließen von hier aus auf die übrigen, daß auch bei ihnen der Beginn des Spermoviducts den Ort darstellt, wo das Ei befruchtet wird und die Entwicklung beginnt. Damit fällt aber die Bezeichnung Vesicula

weg für Aussackungen, die bei einigen Basommatophoren viel weiter unten liegen.

Spermoviduct.

Als physiologische Notwendigkeit erscheint nach der ganzen Sachlage bloß das Ende des Spermoviducts, welches genügt, um aufgestiegenes fremdes Sperma mit den herabkommenden Eiern in Verbindung zu bringen und die erste Pflege des befruchteten Eies in den mütterlichen Körper zu verlegen. Die ursprüngliche Genitalöffnung war das untere Ende des Zwitterganges, mit dem Spermoviduct beginnt eine sekundäre Einstülpung. Die Tatsache folgt aus der histologischen Struktur, denn jetzt setzt jener Aufbau ein, den Thiele als charakteristisch nachwies für ectodermale Natur, d. h. die Durchsetzung der Drüsenzellen mit Stützzellen als Reste eines normalen Epithels.

Fraglich bleibt es, wie der erste Spermoviduct zustande kam; wog die mütterliche Tendenz vor, den befruchteten Eiern für ihre Entwicklung nach der Ablage Vorrat und schützende Schale mitzugeben? Oder wurde die Einstülpung von außen her mechanisch bewirkt durch den Druck des Penis, der bei der Copula in den Zwittergang als den ursprünglich nach außen führenden Geschlechtsweg einzudringen suchte? Da dessen unterster Abschnitt, wie bei allen Schläuchen, die nur zu Zeiten bestimmten Inhalt nach außen entleeren, durch sphinkterartige Muskulatur verschlossen war, so trieb er die äußere Haut vor sich her und bewirkte deren Einstülpung, entweder so, daß sie auf den Genitalporus in direkter Richtung eindrang und diesen genau in den Hintergrund des Sackes verlegte, oder er wurde aus dieser Linie abgelenkt, wobei es wieder auf den Grad dieser rein mechanischen Verschiebung ankam. War die Ablenkung geringer, so entstand eine Tasche, in welche der Zwittergang nicht central, sondern in der Seitenwand einmündete, und die Tasche als Blindsack darüber hinaus ragte; war die Ablenkung stärker, so wurde eine Tasche gebildet, die nur ganz unten mit dem Zwittergang zusammenhing, im übrigen jedoch neben ihm lag. Es wären also drei Fälle möglich, und sie scheinen alle drei ihre anatomische Berechtigung zu haben.

1. Ein eingestülpter Schlauch, in den apical der Zwittergang mündet, führt zu allen jenen Schnecken, bei denen der Zwittergang sich vom Spermoviduct nur durch verschiedene Weite und Wandstruktur unterscheidet, aber weder Befruchtungstasche, noch Samenblasen erkennen läßt.

2. Der zweite Fall, d. h. die Einstülpung, unterhalb von deren Blindende sich der Zwittergang öffnet, betrifft die große Masse der Stylommatophoren, denn das Blindende ist die Befruchtungstasche selbst.

3. Im dritten Fall würde der Zwittergang selbst gar nicht beeinflußt, aber er trüge an seinem unteren Ende die erste Bursa copulatrix. Ob dieser Fall vorkommt, etwa bei marinen Basommatophoren, scheint un-

gewiß, solange wir nicht von allen die histologische Struktur des Geschlechtsganges genau kennen und zu entscheiden vermögen, ob sich die Drüsen seiner Wand ohne oder mit epithelialen Stützzellen entwickelt haben.

Für die anderen Fälle und das Prinzip der Bursabildung stoßen wir auf zahlreiche Beispiele und Modifikationen (s. u.). Für den zweiten Fall, d. h. die Entstehung des Spermoviducts durch mechanische Einstülpung bei der Begattung, dürfte namentlich *Placostylus* beweisend sein. Denn es ist kein Zufall, daß hier die Bursa copulatrix gerade bei der Spezies fehlt, die am weitesten vom ursprünglichen Schöpfungsherd abgedrängt wurde (im Sinne der Pendulationstheorie), bei der neuseeländischen nämlich, d. h. der ältesten. Die Bursa der übrigen Arten des Genus ist eine Neuerwerbung, auf Grund desselben Prinzips gewonnen (s. u.).

Die weitere Entwicklung des Spermoviducts ist insofern etwas unklar, als sich nicht recht bestimmen läßt, wie die Scheidung der männlichen Wege zustande kommt. Das Wahrscheinliche ist wohl, daß anfangs ein einheitlicher Schlauch gebildet wurde, nur mit verschiedener Drüsenausstattung in eine männliche und weibliche Hälfte zerlegt, daß dann die Scheidung schärfer wurde, indem durch Vergrößerung der inneren Oberfläche an der Grenze des männlichen und weiblichen Materials die beiden Hälften sich schärfer abschlossen, und daß endlich derselbe Weg zum völligen Abschluß und zur völligen Trennung in einen männlichen und einen weiblichen Schlauch führte. Aber es fragt sich, ob das die normale, heute noch fortwirkende Tendenz ist, denn wir finden die Trennung am meisten und häufigsten durchgeführt bei altertümlichsten Formen, Basommatophoren, Soleoliferen und Janelliden. Die letzteren zeigen alle Übergänge, ja innerhalb derselben Gattungen stehen sich Arten mit einheitlichem Spermoviduct und solche mit getrennten Wegen gegenüber. Bei den höchstentwickelten Stylommatophoren, den Heliciden und Limaciden, bleibt der Schlauch einheitlich, höchstens *Limax maximus* zeigt in der distalen Hälfte beginnenden Zerfall.

Die Verlängerung des Spermoviducts schlechthin läßt sich leicht verstehen, sie hat mit der Copula weiter nichts zu tun, sondern hängt mit der Ausbildung seiner Wanddrüsen und mit deren Gliederung auf der weiblichen Seite zusammen, auf die wir gleich zurückkommen.

Wohl aber ist noch ein Punkt zu erwähnen, der mit der Längsgliederung des Schlauches zusammenhängt. Wenn wir mit der eben vertretenen Anschauung, daß der Schlauch ursprünglich einfach war und sich nachher spaltete, wohl die nächstliegende Deutung gefunden haben, so scheint doch auch der umgekehrte Weg an derselben Stelle eingeschlagen zu sein, bei der

Bursa

nämlich. Wir wissen, daß bei den höchsentwickelten Heliciden der Bursagang meist ein langes Divertikel hat, entlang am Spermoviduct, mit

dem Blindende unmittelbar am Eintritt der Eiweißdrüse, d. h. am obersten Ende des Ganges und bisweilen mit diesem in freier Kommunikation. Die Deutung, daß dieses Divertikel anatomisch und ontogenetisch mit dem Spermoviduct zusammenhängt und durch Abspaltung aus ihm entsteht, gilt als gesichert. Das gleiche gilt bei diesen Formen für die Bursa selbst, auch sie bildet als solider Strang einen Teil des einfachen Genitalschlauches, und bei Formen, wo der Bursagang so lang ist, daß die Bursa mit der Befruchtungstasche bis an das Diaphragma reicht, kann man die gleiche Ableitung machen. Hier wäre zu entscheiden, ob anfangs gleichfalls eine nachher sich schließende Kommunikation bestände und damit ursprüngliche Triaulie bedingte, im Sinne v. Iherings. Bei Verkürzung des Bursaganges ist die Wahrscheinlichkeit dieser Ableitung schon geringer. Vielleicht deutet der Auszug der Bursa zu einem Blindzipfel, wie er wiederholt, z. B. für *Arion circumscriptus* zu melden war, noch in solcher Richtung, man könnte ihn als Rest des Ganges betrachten, der von obenher sich geschlossen hätte und verschwunden wäre. Ja selbst das gewöhnliche Verhalten, wonach der Fundus der Bursa durch einen Mesenterialstrang am Spermoviduct festgehalten wird, kann man in gleichem Sinne nehmen. Demnach dürfte der Ausgangspunkt falsch sein; denn es ist gar zu auffallend, daß ein langer Bursagang weit mehr bei hochentwickelten Formen vorkommt, als bei altertümlichen, noch mehr das Divertikel. Kein Basommatophor scheint es zu besitzen, Janelliden, Arioniden, Vitriniden, Zonitiden, Limaciden und Verwandten fehlt es wohl durchweg. Allerdings steht dem gegenüber, daß bei altertümlichen beschalten Stylommatophoren, als welche die Clausiliiden und Pupiden doch zu gelten haben, ein langes Divertikel sporadisch vorkommt oder fehlt, oft bei den nächsten Verwandten. Bei den Heliciden hat es die wechselndste Länge, abermals innerhalb engster Sippen. Vielleicht liegen hier in der Tat verschiedene Entwicklungswege vor in der Stammesgeschichte. Die Basommatophoren und Nacktschnecken machen durchaus den Eindruck, als habe sich die Bursa von einer sitzenden Form aus gebildet, unter allmählicher Verlängerung des Ganges und immer stärkerer Anlehnung an den Spermoviduct, auch ontogenetisch, doch ohne Kommunikation am oberen Ende; und die Heliciden scheinen sich dieser Entwicklungsrichtung anzuschließen. Anders die Clausilien und Pupen. Hier paßt wohl die Annahme ursprünglicher Triaulie besser zu den Tatsachen, da das Divertikel, wenn es da ist, auch jedesmal mindestens die Länge des Spermoviducts hat. Freilich fügt sich umgekehrt das sprunghafte Verschwinden des Divertikels, ohne Hinterlassung von Rudimenten, schwer in gewohnte phylogenetische Logik. Möglich, daß hier vielmehr eine physiologisch-biologische Ursache vorliegt, Neigung zu Selbstbefruchtung nämlich (s. u.). Dann wäre das Divertikel durchweg eine sekundäre Erscheinung.

Das gleiche gilt wohl auch von den distalen Verbindungen zwischen

der Bursa und dem männlichen Weg, mit dem Penis bei *Zonitoides* und einigen Testacellen, mit dem Vas deferens bei den Vaginuliden. Auch sie müssen als sekundäre Erwerbungen gelten, die sich ontogenetisch aus einem einheitlichen Genitalschlauch, der sich nachträglich in verschiedener Weise spaltet, leicht erklären lassen.

Das untere Ende des Spermoviducts

läßt sich oft schwer feststellen. Leicht gelingt es etwa bei marinen Basommatophoren oder bei *Daudebardia* (*Libania*) *Saulzyi*, d. h. da, wo kein Atrium genitale angelegt ist, oder bei *Parmacellilla*, wo die verschiedenen Wege, Bursagang und Oviduct, unmittelbar nebeneinander dem oberen Ende des Atriums aufsitzen. Auf der männlichen Seite ist die Grenze überhaupt verwischt, wenigstens überall da, wo sich der Samenleiter verlängert am Penis hinaufzieht. Hier zeigen nur wenige das ursprüngliche Verhalten, namentlich *Limacopsis* und *Gigantomilax*, bei denen das Vas deferens in geradem Verlaufe zur Geschlechtsöffnung oder zum Atrium zieht. Bei anderen läßt sich's erschließen, und da leistet die Abnormität der *Helix pomatia*, bei der neben den normalen Genitalorganen auf der rechten Seite ein Penis auf der linken entwickelt war, zuverlässigen Dienst. Wenn hier die linke Rute ihren Samenleiter hatte bis zur Basis hinunter, wo er blind geschlossen war, so beweist das, daß auch auf der rechten die Grenze zwischen proximalem, zum Spermoviduct gehörigem und distalem, vom Penis aus gesproßtem Samenleiter unten an der Wurzel der Penis neben der Geschlechtsöffnung liegt. Das gilt aber keineswegs für alle Fälle (s. u.). — Auf der weiblichen Seite enstehen sofort Schwierigkeiten, wenn der Bursagang von der Geschlechtsöffnung entfernt in den Oviduct mündet, und damit dessen unterer Teil zur Vagina wird. Man wird geneigt sein, die Mündungstelle des Bursaganges oder „Blasenstiels“ als untere Grenze des Spermoviducts zu nehmen, und die liegt oft weit genug vom Genitalporus entfernt. Aber schon Pfeffer fiel es auf, daß hier eine klare Bestimmung unmöglich ist wegen der wechselnden Weite und Struktur der Gänge: bald erscheint der obere Teil des Oviducts, der „Uterushals“, bald der Bursagang als die obere Fortsetzung der Vagina. Mit anderen Worten: die Grenze verwischt sich, indem die Struktur der Vagina bald auf den einen, bald auf den anderen Gang übergreift. Die Vagina aber kann nur als eine Ausstülpung des Atriums gedeutet werden (s. u.).

Der Drüsenbesatz des Spermoviducts.

*Siphonaria* zeigt etwa die ursprüngliche Auskleidung, wimperndes Cylinderepithel mit eingestreuten secretorischen Becherzellen, Ring- und Längsmuskeln treten in der Hülle in verschiedenem Maße hinzu.

Wichtig erscheint besonders der Wechsel des histologischen Bildes bei der Erweiterung des Drüsenschlauches, wofür sich wenigstens einige Angaben finden.

Der weibliche Gang, Oviduct.

Beim zusammenhängenden Spermoviduct bleibt die Drüsenkrause der weiblichen Seite in ihren Umrissen mehr weniger gleichmäßig, so daß nur die Eiweißdrüse schärfer abgesetzt ist, die wohl überall sich als gesondertes Organ erweist. Freilich sind wohl in den einzelnen Abschnitten Differenzen vorhanden, die mit der Ausstattung der Eier (s. u.) zusammenhängen, sich aber zumeist nur durch verschiedene Tingierbarkeit der Drüsenzellen nachweisen lassen. Anders bei völlig gelöstem Oviduct. Die Janelliden zeigen da mancherlei Sonderungen schon äußerlich an, indem besondere Drüsenkomplexe seitlich hervorsprossen. Bei den Vaginuliden verlängert sich der Oviduct zu einem spiral aufgewundenen Gang, bei Oncidien zu zwei oder drei solchen zusammengeknebelten Spiralgängen, bei *Oncidiella* kommen noch andere Drüsenausstülpungen dazu. Am weitesten aber geht die Zerlegung bei den aquatilen Basommatophoren. Die geringen Unterschiede der weiblichen Seite oder des „Uterus" von Schnecken mit geschlossenem Spermoviduct finden hier ihren scharfen Ausdruck in der Zerlegung des Schlauchs in mehrere, bis drei, gesonderte Abschnitte oder Säcke, vermutlich weil der Schleim, die indifferente Grundlage der Secretion, in wechselndem Grade im Wasser aufquillt. Dem so gebildeten voluminösen Laich (s. u.) entspricht das Volumen der weiblichen Drüsen.

Die Eiweißdrüse behauptet nun ihre Stellung am obersten, innersten Punkt des Spermoviducts auch durch ihre histologische Struktur. Zwar im allgemeinen besteht auch sie aus großen, schließlich riesigen subepithelialen Drüsenzellen, die, zu Gruppen geordnet, das Epithel der einzelnen Läppchen bis auf Reste verdrängen, so daß nur noch kümmerliche Stützzellen zwischen den Drüsenhälsen erhalten bleiben, während die Zellkörper — ohne Hinterlassung einer sicheren Grenzmarke — sich subepithelial erweitert haben, bei *Paryphanta* aber zum mindesten bleibt der einfache Epithelcharakter gewahrt, doch ohne Differenzierung in Stütz- und Secretzellen. Vielmehr werden sämtliche Epithelzellen zu großen Drüsenzellen, unter Wahrung der basalen Grenzlinie.

Dieselbe Schnecke zeigt dann die eigentliche Spermoviduct- oder Uterusdrüse als typische, subepitheliale Anhäufungen unter dem Epithel, das von den Hälsen einzeln oder gruppenweise durchbrochen wird. Dabei bleiben die Zellen am oberen Anfang kleiner und reagieren anders auf Tinktionsmittel als unten.

Auf die Ausbildung der Vagina kommen wir beim Atrium zurück. Ihre Drüsen scheinen mit denen des eigentlichen Oviducts wenig Gemeinsames zu haben, wenn sich auch die Grenzen verwischen.

Samenleiter und Prostata.

Soweit ein Spermoviduct vorhanden ist, entwickelt sich ein Prostatabesatz von feinen Drüsenschläuchen; die secretorischen Zellen liegen zunächst — bei *Chilina* — als Becherzellen eingestreut im Wimperepithel.

Bei *Daudebardia* rücken sie unter das Epithel, das sie durchbrechen, sowohl im Gang selbst wie in den Röhren. Bei *Paryphanta* schwellen sie stark an, so daß das Epithel auf schmale peripherische Stützzellen reduziert wird. Je mehr sich die Prostatarinne zu einem selbständigen Schlauch ablöst, um so mehr konzentrieren sich die Tubuli um das obere Ende. *Parmacella Olivieri* zeigt hier einen auffallenden Übergang, indem sie zwar einen langen Spermoviduct behält mit dichtem Drüsenbesatz der Prostatarinne, außerdem aber oben die Drüsenläppchen zu einem großen und dicken Drüsenkörper anschwellen läßt und zusammenfaßt. *Microcystis myops* hat den losgelösten Samenleiter auf eine längere Strecke mit langen Tubulis besetzt mit gefiederter Anordnung, bei *Achatinella* drängen sie sich zu einem Haufen um das oberste Ende zusammen. Bei den Vaginuliden umgibt sich dieser Haufen mit einer bindegewebigen Tunica propria, so daß ein gerundeter Sack entsteht. Bei den Oncidiiden und den Janelliden, so weit sie getrennte Genitalwege haben, bestehen noch Unklarheiten, die Prostata ist erst näher festzustellen.

Man wird die Aufgabe der Prostatasecrete in irgendwelcher Beeinflussung des Spermas zu suchen haben; doch fehlt noch jede Andeutung über das wie, ob verändernd, ernährend, erhaltend. Ja es scheint, als wenn die Einwirkung eine verschiedene wäre, so daß zwischen dem Secret des oberen Drüsenepithels und dem des unteren eine Differenz bestünde. Darauf weist die Differenzierung des männlichen Schlauches bei manchen Basommatophoren hin, zumal *Planorbis*. Hier sind die Unterschiede der weiten Säcke handgreiflich. Aber es scheint kaum, daß man die Erklärung, wie bei den Oviductdrüsen, in der Quellung der mucösen Grundlage im Wasser suchen dürfte.

Der Samenleiter unterliegt im übrigen den allerstärksten Schwankungen. Am kürzesten bleibt er bei *Limacopsis* und *Gigantomilax*, wo er, von gleicher Länge wie der Oviduct, einfach mit diesem parallel zum Atrium zieht und in dieses einmündet, noch dazu unter gleicher Erweiterung. Umgekehrt erfährt er z. T. außerordentliche Verlängerung, am meisten wohl bei Soleoliferen im distalen Teil nach Durchtritt durch das Integument, bei manchen Oncidiiden aber auch auf der proximalen vor dem Eintritt in dieses. Die gleiche Stelle ist es wohl, welche bei manchen Stylommatophoren, Arioniden z. B. starke Aufknäuelung zeigt. Der übergroße Wechsel in diesen Verhältnissen erweckt wohl den Eindruck, als wenn die Ursache nicht in einem physiologischen Bedürfnis des irgendwie umzuwandelnden oder zu beeinflussenden Spermas zu suchen wäre, sondern in mechanischen, gewissermaßen labilen Wachstumsverhältnissen des Rohres. Es ist, als suchte es sich mit dem peripheren Ende unter fortgesetzter Verlängerung seinen Weg, teils durch das Integument, teils zum Anschluß an den selbständigen Penis, als ob die Wachstumsverlängerung so lange anhielte, bis die Hindernisse überwunden und der richtige Anschluß erreicht wäre.

Auffallend sind die mancherlei Schwankungen des Samenleiters in seinem Querdurchmesser. Bisweilen ist der obere Abschnitt viel dicker als die untere Leitung, oft sind Erweiterungen eingeschaltet. Diese aber machen, so wenig die Strukturen im einzelnen untersucht sind, den Eindruck von Muskelanschwellungen, während die obere Verdickung des Rohres dem freien Auge nur den gewöhnlichen Bau zeigt. Am auffallendsten ist *Boettgerilla*, wo auf ein ziemlich dickes oberes Ende eine kräftige Muskelspindel und dann ein langer dünner, unterer Abschnitt folgt. Noch viel auffallender aber ist *Ostracolethe*, wo der mittlere Teil, vermutlich derselbe, welcher der Muskelspindel entspricht, abbiegt, um durch eine Reihe von 15 central durchbohrten Muskelscheiben zu laufen, die im wesentlichen aus Ringfasern bestehen und in einer Ebene untergebracht sind. Derartige Absonderlichkeiten haben schwerlich mit der Bildung einer Spermatophore etwas zu tun, sondern dienen wohl lediglich zur energischeren Fortleitung des Spermas. Darauf deutet die ganze Struktur des Samenleiters, denn der hat einen Muskelbelag, hauptsächlich aus Ringfasern, dessen Mächtigkeit in den verschiedenen Abschnitten schwankt, so daß jene Absonderlichkeiten nur lokale Differenzierung und Steigerung darstellen. Ursprünglich wird die Samenleitung durch das innere Wimperepithel besorgt, das bei freier Samenrinne, d. h. bei *Pythia* und der äußeren Rinne der Oncidiiden, noch durchweg vorhanden ist. Bei dem inneren, im Integument gelegenen Vas deferens derselben Oncidiiden fällt die Wimperung weg. Sonst scheint sie durchweg vorhanden, wenn auch vereinzelt nur auf einen schmalen Streifen beschränkt. Hier und da finden sich noch Becherzellen eingestreut, und vereinzelt werden die charakteristischen Kalkkörper, wetzsteinförmig wie Otoconien, im distalen Ende beobachtet. Eine besonders merkwürdige Ausbildung erfährt der untere Abschnitt des Samenleiters bei *Chloritis dinodeomorpha*, aber der gehört vermutlich schon zum nächsten Abschnitt, nämlich zum

Epiphallus.

Als ich zuerst auf die Bedeutung des distalen Samenleiterabschnittes hinwies, nannte ich ihn Spermatophoren- oder Patronenstrecke, wofür v. Ihering nachher den handlicheren Namen Epiphallus vorschlug. Der physiologische Begriff ist geblieben. Es fragt sich aber, wie weit das Organ verbreitet ist, und ob und wieweit es zum ursprünglichen Bestande gehört.

Bestimmte Grenzen für die Übertragung freien oder eingekapselten Spermas lassen sich schwer finden, wegen der Beschränktheit unserer Kenntnisse. Vielleicht kommt folgende Aufstellung den natürlichen Verhältnissen am nächsten:

$\alpha$) Formen mit freier Spermaübertragung:

1. die Basommatophoren mit Ausnahme von *Siphonaria*,

2. die Soleoliferen,
3. die Janelliden,
4. der größere Teil der Limaciden,
5. die Sektionen oder Gattungen kleinster Hyaliniden,

dazu zweifelhaft

7. die Achatinen und Verwandten,
8. die Endodontiden,
9. ein Teil der Arioniden (*Oopelta, Philomycus*).
10. ein Teil der Raublungenschnecken.

*β*) Formen mit Epiphallus und Spermatophore:
Soweit bekannt, alle übrigen.

Die Beobachtungen werden sicher die kümmerliche Liste mit der Zeit modifizieren. Die einzelnen Bemerkungen mag man im speziellen Teil nachsehen. Der allgemeine Eindruck dürfte wohl der sein: Sieht man von *Siphonaria* ab, dann findet sich die freie Übertragung der Samenflüssigkeit bei den Basommatophoren, von denen das Gros im Wasser lebt, dann bei zahlreichen Nacktschnecken, und unter den beschalten Stylommatophoren bei den kleinen und kleinsten Vertretern der einzelnen Gruppen; dazu kommt als einzige Ausnahme, wenn ich richtig deute, *Achatina.*

Was die Größe anlangt, so fällt bei *Arion* die Zartheit der Spermatophorenkapsel bei *A. hortensis* auf, d. h. bei der kleinsten Art, von der wir die Patrone kennen. Da aber gerade bei dieser Gattung die allgemeine Form innegehalten wird, so ist schwerlich selbständige Erwerbung der Hülle anzunehmen, wir sehen vielmehr auch hier Neigung zu Rückbildung der Kapsel mit abnehmender Größe der Schnecke.

Es erscheint nicht leicht, aus der An- oder Abwesenheitsliste einen bestimmten Schluß zu ziehen. Ein flüchtiger Blick könnte die Meinung herbeiführen, als habe sich die Spermatophore mit dem Betreten des Landes eingestellt. *Siphonaria* aber zeigt, daß der Verlust im Wasser als sekundäre Erscheinung eingetreten ist. Doch auch auf dem Lande scheint anfangs freie Samenübertragung die Regel gewesen zu sein, bei den Soleoliferen nämlich, die gar keinen Ansatz gemacht zu haben scheinen zur Einkapselung. Das mag der Schale der Vaginuliden entsprechen, die, kaum angelegt, bereits wieder verloren geht in frühester Jugend, so daß die Tiere allzeit auf feuchte Luft angewiesen bleiben innerhalb der Tropen. Mithin scheint die Patrone sich als Trockenschutz parallel dem Gehäuse auf dem Lande entwickelt zu haben. Wie die Janelliden sich verhalten, ob sie jemals einen Ansatz gemacht haben oder noch machen, ist ganz ungewiß. Verlust aber läßt sich nachweisen im Wasser bei den Basommatophoren und auf dem Lande bei der einen Hälfte der Limaciden, nämlich bei denen, deren Entwicklung und Verbreitung, wiewohl in den Gebirgen der Mittelmeerländer wurzelnd, sich doch weit darüber hinausgedehnt hat bis zum Polarkreis, nicht aber bei

der südlicheren Gruppe, die im Mediterrangebiet, einschl. Nordafrika, ihre Hauptentwicklung haben. Zur ersten gehören die Limaciden im engeren Sinne, *Limax* und *Agriolimax*, zur letzten *Amalia* und *Parmacella*.

Gestalt der Spermatophore.

Eine kurze kuglige Anschwellung des distalen Endes des Samenleiters bei den *Limax*-Arten vom großen Kaukasus deutet den Rest des Epiphallus an; die Form der Samenübertragung kennen wir nicht. Wohl aber zeigen die Ackerschnecken eine Spermatophore, ganz ähnlich der, welche wir bei den Molchen treffen, das Sperma wird umschlossen von einer dicken, stumpf kegelförmigen Schleimmasse von bestimmten und längere Zeit konstanten Umrissen. Dieser Fall steht indes ganz vereinzelt bisher, vielleicht weil noch niemand auf solche Dinge bei außereuropäischen Lungenschnecken geachtet hat. Sonst ist stets eine längliche Conchinhülle vorhanden, welche das Sperma umschließt. Die Urform ist wohl die einfache lange Spindel, bisweilen haarförmig dünn (bei Arioniden), daß man am Samenleiter den Epiphallus gar nicht als Verdickung bemerkt, meist jedoch kürzer und spindelförmig, am Vorderende oder Kopf plump abgestumpft, am Hinterende oft in einem Faden ausgezogen, bisweilen von der Länge des Tieres. Bei *Urocyclus* konnte ich nachweisen, daß sich zwischen dem Sperma und dem Faden eine Schicht der kleinen Kalkconcremente einschiebt. Sie wird überall zu vermuten sein, wo die Kalkconcremente vorkommen, wiewohl die Beobachtungen fehlen.

Die Fälle, wo die Spermatophore glatt bleibt, sind in der Minderzahl — *Hyalina*, *Anadenus*. Zum mindesten läuft in langgezogener Spirale eine Längstleiste entlang, die gezähnt ist, wobei sich die Zähne vom Faden gegen den Samenbehälter richten. Bei der Einführung in die Bursa des Partners sind sie scheinbar unpraktisch, gegen diesen gewendet. Nach Künkels Meinung führt der dadurch erzeugte Widerstand, wenn sie sich in die Wand einklemmen, zum Aufreißen des Behälters entlang der Leiste und zur Befreiung des Spermas. Das paßt aber nur für die Patronen von dieser Form. Bei vielen anderen werden aus den Zähnen Dornen und Büschel von solchen in sehr verschiedener Anordnung, oft auf das Kopfende beschränkt, bisweilen hier und an der Wurzel des Fadens. Die höchste Komplikation in dieser Richtung erreichen die Halbnacktschnecken vom Ostpol. In anderer Hinsicht bildet *Helix* den Gipfel. Der Samenbehälter verkürzt sich, und die dornigen Leisten häufen sich bis zum dichten Labyrinth am Kopfende.

Zusammensetzung des Epiphallus.

Im morphologisch einfachsten Falle fällt der Epiphallus als verdicktes Ende des Samenleiters mit dem Penis zusammen. Ein Penisretractor deutet die Ausstülpbarkeit an. Das distale Ende bildet die Spitze des Penis bei der Copula.

Der primitivste Fall ist indes durchaus verschieden. Eine *Sipho-*

*naria*-Art hat einen Epiphallus, der als selbständige Ausstülpung des Atriums mit dem Samenleiter gar keinen Zusammenhang hat. Ein Blindschlauch sitzt als Flagellum daran. Die Spermatophore mit ihrem Endfaden scheint den Zusammenhang zu beweisen. Das Sperma fließt offenbar durch dieselbe Öffnung in das Organ hinein, durch welche es dann eingekapselt bei der Copula wieder herauskommt. Vermutlich hat *Oopelta* die gleiche Vorrichtung, doch ohne Flagellum. Eine Samenrinne würde den Zufluß im Innern des Atriums besorgen.

Wenn das Blindende des selbständigen Epiphallus sich sekundär mit dem Samenleiter verbunden hat und die Spermatophore allmählich in einen Endfaden ausläuft, dann läßt sich unter Umständen keine Grenze erkennen, zumal auch das Epithel im Epiphallus kaum besonders differenziert ist, vielmehr die Spermatophorenhülle als eine Art schnell gebildeter Cuticula in der ganzen Fläche abscheidet.

Anders wenn das distale Ende des Samenleiters nicht auf das proximale Ende des Epiphallus trifft, sondern weiter nach der Mündung zu. Dann bleibt das proximale Blindende des Epiphallus erhalten und heißt Coecum, falls es den gleichen Durchmesser bewahrt, Flagellum, falls es schlanker ist.

Eine andere Form des Flagellums aber scheint mit der Kalkabscheidung zusammenzuhängen. Bisweilen finden sich, wie oben erwähnt, die Concremente, zunächst mehr vereinzelt, im unteren Teile des Samenleiters. Dann tritt eine Localisierung ein, zu einer besonderen Kalkdrüse, die bloß in einer geringen seitlichen Ausbuchtung der Wand zu bestehen braucht. Meist vertieft sich die Nische und verengert ihre Mündung zu einem feinen Rohr, durch das die Concremente dem Sperma zugeführt werden. Es ist ein umschriebenes Kalksäckchen entstanden. Durch Verlängerung wird auch dieses zu einem Blindschlauch. Dann haben wir zwei Flagella vor uns, die, soweit sich die Dinge beurteilen lassen, ganz verschiedenen Ursprungs sind. Man kann sie wohl passend als primäres und sekundäres Flagellum unterscheiden. Über weitere Komplikationen in dieser Richtung s. u.

Der rudimentäre Epiphallus kaukasischer *Limax*-Arten wurde oben erwähnt als eine kuglige Anschwellung des Samenleiters vor dem Eintritt in den Penis. Es scheint, daß bei den Ackerschnecken die obere Hälfte des Penis, die oft von der unteren nicht merklich abgesetzt ist, als Flagellum zu deuten ist; darauf weist ebenso die schleimige Spermatophore (s. o.) hin, wie der Gebrauch beim Vorspiel, wo nur die untere Penishälfte zur Verwendung kommt. Ist diese Auffassung richtig, dann muß wohl die oft stark verzweigte Penisdrüse von *Agriolimax* als primäres Flagellum gelten.

Die Bursa copulatrix.

Das Verhältnis der typischen Bursa und des Divertikels am Bursagang zum Spermoviduct wurde vorhin erörtert, lauter Einstülpungen

wahrscheinlich durch Begattung erworben. Fraglich war es nur, wie sich nachher die Ontogenie mit den physiologisch-biologischen Erwerbungen abfindet, inwieweit beim Embryo sich eine Bursa noch selbständig einstülpt oder vom einheitlichen Genitalschlauch abspaltet.

Die phylogenetische Deutung wird unterstützt und bestätigt durch die sekundären Bursae von *Otina* und *Latia*, die als weibliche Vesiculae seminales in der Literatur figurieren, oder — wenn wir bei diesen noch weniger bis ins einzelne übersichtlichen Formen nicht scharf urteilen können — durch den Befund der *Parmacella Olivieri* nach der Copula. Hier ließ sich verfolgen, wie die Glans des Penis das noch weiche Ende des Spermatophorenfadens in die Wand des kurzen Bursagangs als flache Scheibe fest angedrückt und dabei die dicke Wand als Coecum herausgepreßt hatte. Das Coecum war erhalten trotz der Contraction beim Abtöten. Das führt den Weg einer Bursaentstehung unmittelbar vor Augen. Vielleicht kann man hier die *Conulus*-Arten anführen, bei denen nach v. Iherings Deutung die Bursa eine Entwicklungsreihe darstellt, die mit einer schwachen Nische des Atriums beginnt und in einer langgestielten Tasche endigt. *Microcystis myops* und der *Placostylus*, beide des Organs wohl völlig entbehrend, zeigen die gelegentlich geringe morphologische Festigung.

Auffallend ist die Verschiedenheit im Bau der Bursawand. Von der verschiedenen Wandstärke und wechselndem Muskelbelag, welche schon nach dem Dehnungszustande sich individuell verschieden vorstellen, abgesehen, bleiben doch wesentliche Differenzen im Epithel. Plate beschreibt bei einem *Oncidium* eine Differenzierung nach Regionen, insofern eine zarte Calotte der derben Struktur der übrigen Wand gegenübersteht. Sonst haben wir bald eine glatte Fläche, bald einen Aufbau aus Papillen oder Waben. Die Höhe des Epithels wechselt stark, was aber wichtiger ist, bald trägt es eine gleichmäßige Cuticula, bald ist es, ohne solche, in wimpernde Stütz- und Drüsenzellen zerlegt. Innerhalb der Janelliden, also einer einzigen Familie, wurden schon solche Gegensätze gemeldet.

Als Inhalt kommen die verschiedensten Dinge in Frage:

Gelegentlich sind Fremdkörper, etwa Pflanzenteile, mit hineingeraten,

ein Protozoon wimmelt darin bei der Weinbergschnecke — also normale und abnorme fremde Bestandteile. Von den Schnecken selbst stammen mehrere Produkte:

bei *Lehmannia*, wie es scheint, ein rotes Secret aus der Vagina,

bei Drüsenausbildung der Bursawand deren Abscheidung,

dazu

Prostatasecret,

Sperma oder Spermatophoren, je nach der Art der Samenübertragung, und zwar die letzteren anfangs ganz, bald aber zerfallen, so daß die Hülsenreste in Fragmenten durcheinander liegen. Unter diesen Resten aber fehlt, so weit die Beschreibungen ein Urteil zulassen, einer ganz,

nämlich die Kalkconcremente, die doch bei Tropenformen in der Spermatophore so reichlich vorhanden sind.

Die Tätigkeit der Bursa

besteht in erster Linie in Resorption. Zuerst scheint der Kalk von der Wand aufgenommen zu werden, und zwar sehr schnell, langsamer werden die Hülsenreste aufgesaugt, bei *Arion* aber nach Künkel auch die Schwänze der Spermien. So sehr man geneigt sein möchte, der letztgenannten Umwandlungen eine besonders wichtige physiologische Bedeutung beizulegen, insofern als nur die veränderten Spermien die Befruchtung der Eier zu vollziehen imstande sein würden und das Rätsel der Selbstbefruchtung mit eigenem Sperma im Zwittergange seine willkommene Lösung fände, so nahe liegt es andererseits, auch diese sinnfällige Veränderung einfach unter die allgemeine Aufgabe der Resorption zu subsumieren und für die Befruchtung als unwesentlich anzusehen. Für die schnelle Resorption des Kalks könnte man geneigt sein, Säureabscheidung zu vermuten und die Lackmusreaktion heranzuziehen. Schon die Anwesenheit der Protozoen scheint aber solche grobe temporäre Veränderung auszuschließen. Vielmehr fällt die Resorption wohl unter die allgemeine, noch völlig unaufgeklärte Fähigkeit des Gastropodeninteguments, Kalk nach Belieben wegzunehmen und auszuscheiden, was man zuerst nur an der Schale beobachtete. In der Bursa erstreckt sich diese Fähigkeit weiter, indem sie auch die Spermatophorenhülle und die Spermienschwänze ergreift. Da sie das vollbringt anscheinend ohne jede Rücksicht auf die Differenzierung des Epithels, so kann sie wohl nur in der merkwürdigen Befähigung der Hämolymphe gesucht werden, nach Bedarf lokal umgestimmt zu werden und damit das osmotische Äquivalent zu ändern — einer der allerdunkelsten Punkte der gesamten Ökonomie. Auf den Kalk kommen wir zurück.

Der Penis.

*Siphonaria* beweist, daß neben dem Epiphallus und unabhängig von ihm am Atrium eine Einstülpung vorkommen kann ohne jede Verbindung mit dem Samenleiter. Auf die Frage, ob es sich um eine einfache Verdopplung des Epiphallus handelt oder um eine selbständige Erwerbung, kommen wir später. Sekundär verbindet sich der Blindsack mit dem Vas deferens auf mehrfache Weise. Entweder tritt es an der Basis ein, wie bei *Limacopsis*, oder der Penis treibt einen Schlauch von seinem Fundus aus dem Samenleiter entgegen, wie bei *Pythia*, beim überzähligen linken Penis der Weinbergschnecke u. v. a., oder aber der Samenleiter trifft in irgendwelcher mittleren Höhe auf den Penissack und verbindet sich mit ihm. Dann bleibt das Blindende des Penissacks frei und ragt über die Insertion des Samenleiters hinaus als Peniscoecum, wobei oft kaum zu entscheiden ist, ob es sich um ein solches oder um einen selbständigen

Endschlauch, ein Flagellum, handelt. Die Bezeichnungen sind hier offenbar vielfach willkürlich.

Ein Peniscoecum kann aber auch noch auf andere Weise entstehen, nämlich durch den Zug des Penisretractors bei der Einstülpung nach der Copula. Der Fall ist offenbar häufig und durch die Insertion des Retractors gekennzeichnet, denn er bildet die Verlängerung des Coecums.

Die individuellen Fälle sind nicht allzu selten, wo sich ein Penis selbständig einstülpt, ohne mit dem Samenleiter zusammenzukommen. Bei den atlantischen Vitrinen schlägt der vielmehr einen anderen direkten Weg nach dem Atrium ein, bei *Agriolimax laevis* verkümmert der Penis zu einer schwachen Knospe, während der Samenleiter ganz wegfällt. Noch häufiger ist individueller Ausfall des Penis beobachtet.

Überall da, wo im Hintergrunde der Penisscheide eine solide Glans neben der Mündung des Epiphallus liegt, scheint der Ausgangspunkt eine Sinnesknospe gewesen zu sein von der epipodialen Linie in der Nähe des Vorderendes. Die Einstülpung ist dann dieselbe, wie bei den Tentakeln der Stylommatophoren. Die Glans entspricht deren Sinnescalotte. Wie aber die Tentakel sehr verschiedene Ausbildung zeigen, so auch und noch mehr die Glans. Sie kommt selten zum Ausdruck, wenn das Flagellum oder der Epiphallus gerade am Fundus ansetzt in der Verlängerung des eingestülpten Epipodialfühlers. Dann bildet die Spitze des Epiphallus eine durchbohrte Glans. Die eingestülpte Seitenwand des Fühlers ist die Penisscheide oder, falls die Einstülpung weiter greift s. u. „Atrium"), deren oberer Abschnitt. Eine Glans kann aber noch auf anderem, physiologischem Wege sekundär entstehen, nämlich durch die Erweiterung des Peniscoecums bei der Copula infolge des Blutdrucks. Bei der Einstülpung bleibt sie erhalten, und wir haben die sackförmige Erweiterung des oberen Penisendes bei Parmacellen, bei der *Parmarion*gruppe usw.

Alle diese Einzelheiten haben einen sekundären Charakter und wechseln sporadisch bei den Arten innerhalb desselben Genus.

Am schwierigsten wird die Abgrenzung des Penis und der Penisscheide da, wo die Einstülpung kontinuierlich in den Epiphallus und Samenleiter übergeht. An diesem Rohre gibt meist der Penisretractor die Marke an, bis zu welcher die Ausstülpung reicht.

Schärfer wird umgekehrt die Bestimmung, wenn eine ringförmige Epithelwucherung in der Penisscheide ein central durchbohrtes Septum bildet, wie bei *Limnaea*, *Planorbis* und *Helix* — völlig sprungweise.

Eine andere Abgrenzung kann sich anbahnen durch Hinzunahme von Mesenchymlamellen, welche in verschiedener Ausdehnung das Penisrohr umhüllen, unter Aussparung von abgeschlossenen Hämolymphräumen, in höchster Steigerung bei *Helix*, wo doppelte äußere Hüllschläuche entstehen können, z. T. reichlich von Septen durchsetzt. Dabei kann man wieder verschiedene Typen unterscheiden, je nachdem das Penisrohr glatt oder in Windungen den abgeschlossenen Sinus durchzieht.

Dazu kommen aber noch allerlei andere Elemente, die Pfeildrüse, Teile des Atriums, Teile des Hautmuskelschlauches als untere Penisscheide u. dergl., auf die wir zurückkommen.

Noch verwickelter werden die Verhältnisse da, wo der Samenleiter oder Epiphallus, je nach der Ausbildung, am allerwenigsten bei der Copula aus der Geschlechtsöffnung hervortritt und andere Teile der Vereinigung des Partners übernehmen.

Kein Organ vielleicht verdient weniger einen bestimmten Namen, als der Penis, denn er setzt sich aus den heterogensten Bestandteilen zusammen, in völligem Wechsel bei den verschiedenen Gruppen, ja bisweilen innerhalb einer engeren Gruppe. Der Penis ist bei den Pulmonaten ein rein physiologischer Begriff, kein morphologischer.

### Accessorische Organe, Pfeildrüse, Pfeilsack usw. Epiphallus.

Man unterscheidet gewöhnlich, namentlich nach v. Iherings Vorgang, besondere Anhangsdrüsen auf der männlichen und weiblichen Seite, am Penis oder an der Vagina, Penisdrüse, Liebesdrüse, Pfeilsack. Sie sollen grundsätzlich verschieden sein und entweder nur auf der einen oder auf der anderen Seite vorkommen. Schon die Tatsache, daß sie niemals auf beiden Seiten zugleich vorhanden sind, hätte darauf hinweisen müssen, daß das stets in der Einzahl vorkommende Organ auf dieselbe Wurzel zurückgeht, gleichgültig, wo es angebracht ist. Die Übersicht ergibt nun ohne weiteres, daß der Schlauch ebenso gut die indifferente Lage am Atrium einhalten kann zwischen Penis und Vagina. Damit ist der Übergang gegeben.

Den unmittelbaren Nachweis, daß es die rechte Lippendrüse (Simrothsche Drüse) ist, die sich mit dem Penis verbindet, liefert *Atopos*, da hier beide Lippendrüsen symmetrisch vorhanden sind, die rechte aber bei manchen Arten schon so genau mit dem Penis verbunden ist, wie bei den benachbarten Oncidiiden und Vaginuliden. Verschiebungen waren erst möglich, nachdem die beiden Genitalöffnungen sich vereinigt hatten. Dann finden wir die Drüse in ihrer ursprünglichen, langgestreckten Form bald am Penis bei vielen Pupiden, Clausilien, Buliminiden, bei der westindischen *Sagda-Zaphysema*-Gruppe usw., bald an der Vagina, bei *Amalia cypria*, und zwar jedesmal so, daß nahe verwandte Formen keine Spur davon zeigen, gerade wie die linke Lippendrüse von *Atopos* nach dem Funktionswechsel der rechten spurlos verschwindet.

Nun sind aber die Soleoliferen nicht mehr ganz ursprüngliche Formen, insofern als sie bereits die äußere Samenrinne geschlossen und als Samenleiter ins Integument verlegt haben. Damit hängt eine morphologische Schwierigkeit zusammen. Es läßt sich bei Formen, deren Penis noch keinen Zusammenhang mit dem Samenleiter hat, wie *Siphonaria*, schwerlich entscheiden, ob nicht die Lippendrüse anfangs das eigene Sperma aufgenommen und mit ihrem Secret zur Spermatophore verarbeitet habe.

In diesem Falle würde der Epiphallus der *Siphonaria* die umgewandelte Lippendrüse sein. Damit ist nicht gesagt, daß jeder Epiphallus aus der Lippendrüse entstanden wäre. Zwar der Umstand, daß viele Formen neben einem echten Epiphallus auch die echte Pfeildrüse besitzen, wie *Buliminus* u. a., würde nichts beweisen; denn die Lippendrüse könnte sich bald verdoppelt haben, wie sie es oft tut, worauf wir gleich zurückkommen. Dann könnte die eine ihre alte Funktion beibehalten haben, die andere zum Epiphallus geworden sein. An dieser Wurzel versagt aber, soviel ich sehe, vorläufig die weitere Beweisführung. Immerhin kann man darauf hinweisen, daß ein Epiphallus, wie ihn *Chloritis dinodeomorpha* besitzt, — proximal ein dickes Drüsenrohr, distal ein ganz feiner langer Schlauch — viel besser zu einer Lippendrüse von *Atopos* paßt, als zu einem Epiphallus von der gewöhnlichen, geschwollenen Form.

Das legt einen anderen Gedanken nahe. Der Samenleiter kann sich mit der Pfeildrüse genau so verbunden haben, wie mit dem Epiphallus, oder wie der Epiphallus mit dem Penis. Bei endständiger Verbindung wäre die Entscheidung schwierig, höchstens *Boettgerilla* deutet den Hergang an durch den minimalen Durchmesser des unteren Samenleiterabschnitts unterhalb der Spindel, die als Drüse gelten kann in der ursprünglichen Form. Anders bei *Planispira*, wo wir eine Kette von mehreren Epiphallus hintereinander haben, jeder mit einem Coecum oder Flagellum einsetzend. Wahrscheinlich erklärt sich die Komplikation durch exzentrische Verbindung von Penis, Pfeildrüse, Epiphallus und Samenleiter hintereinander.

Über die Zusammensetzung der Drüse sind wir nicht in allen Fällen unterrichtet. Was wir wissen, bestätigt zunächst die Übereinstimmung mit dem, was wir von der Lippendrüse bei *Atopos* kennen: das enge Lumen wird von einer starken Ringmuskulatur gebildet, die von den Hälsen langer einzelliger Drüsen gruppenweise durchsetzt wird, so wie von spärlichen Längsmuskeln. Dann folgt ein langer dünner Abschnitt bei *Atopos*, sowie bei der Pfeildrüse, auf der männlichen Seite von *Clausilia*, *Buliminus* usw., auf der weiblichen bei *Amalia cypria*. Schließlich mündet das Rohr durch eine muskulöse Papille in den Endschlauch oder die Pfeildrüsenscheide. Es entsteht die Form, die den meisten Zonitiden eigen ist. Sie ist bei vielen Vitrinen mit ihrer Muskel-Drüsen-Spindel so charakteristisch, daß sich ihre Verschmelzung mit dem Oviduct oder selbst mit Oviduct und Samenleiter gut verfolgen läßt. Beide münden bei vielen Individuen der atlantischen Vitrine oben in die Pfeildrüse und entleeren ihre Produkte durch sie hindurch, und die genannten Fälle von *Chloritis* und *Planispira* können hier ohne weiteres angeschlossen werden. Bei der *Parmarion*-Gruppe zeigte Collinge, daß die Hälse der Drüsenzellen sich verkürzen können. Dann folgt auf das innere Epithel zunächst die Drüsenschicht und außen erst die Muskulatur.

Weiterhin scheiden sich die Wege nach zwei Richtungen, nach der einen tritt die Muskulatur zurück, nach der anderen die Drüsenzellen.

Der erste Fall führt zum einfachen Drüsenschlauch, mit oder ohne Erweiterung, mit oder ohne Verdopplung oder Vervielfältigung der Schläuche. Dabei aber rücken die Drüsenzellen wieder in das Epithel, dessen ganze Fläche die Secretion übernimmt, ähnlich wie wir es bei der Eiweißdrüse und Prostata fanden (s. o.). So erhalten wir etwa den straffen Schlauch von *Amphibola* und den meisten Oncidiiden, oder die zahlreichen der Vaginuliden, bei denen sich Gabelung und Heraussprossen neuer Schläuche verfolgen läßt, oder einen erweiterten Schlauch bei einzelnen *Vaginula*-Arten, oder zahlreiche erweiterte bei den Zonitiden, *Ariophanta* und *Everettia*.

Der zweite Fall führt zur Verkümmerung der Drüse. Bei völligem Wegfall wird die Papille solid. Der Übergang läßt sich gut beachten bei den Parmacellen. Die innerasiatischen haben einen Drüsenschlauch, noch mit subepithelialer Lage der Drüsenzellen, die westlicheren eine Clitoristasche ohne Drüse, aber mit umgewandelter Papille, die zum Reizkörper geworden ist. Den gleichen Übergang zeigen zahlreiche Urocycliden. Die Drüse ist selten erhalten, aber die Pfeildrüsenscheide pflegt lang zu werden, mit der Papille im Blindende. Sie wird vielfach ausgestülpt und offenbar als Penis verwandt, zur gegenseitigen Befestigung der Partner. Diese Linie führt wieder zu manchen Unklarheiten, wo bestimmte Grenzen verwischt sind. So läßt es sich kaum entscheiden, ob der ‚Penis' von *Limacopsis* ein selbständiger Blindsack ist oder eine Pfeildrüsenscheide, der durchbohrte Penis von *Limax* eine selbständige Einstülpung oder eine Pfeildrüsenscheide, durch welche das Sperma seinen Weg nimmt, der untere Abschnitt des Penis von *Agriolimax* eine Pfeildrüsenscheide mit der Papille als Reizkörper oder ebenfalls eine selbständige Erwerbung. Der Penisschlauch von *Limax arborum* mit Flagellum und fleischigem Reizkörper im Fundus deutet wohl am schärfsten auf Pfeildrüse und Papille und spricht wohl damit zugunsten der gleichen Auffassung bei den anderen Limaciden.

Als neues Moment tritt das Cuticularrohr auf der Papille auf, durch welches das Drüsensecret entleert wird. In reiner Form sehen wir es bei *Vitrina brevis*, manchen *Helicarion*-Arten und *Comorina*, bei den Oncidiiden meist schon etwas umgestaltet, so daß die Öffnung von der Spitze wegrückt. Damit beginnt die Verwendung als Reizorgan, die sich steigert teils durch dornige Auswüchse, teils und in erster Linie durch Einlagerung von Kalk. Dieser Typus wiegt vor bei der *Parmarion*-Gruppe.

Fällt dabei die Drüse weg unter Erhaltung des Kalkpfeiles, so erhalten wir die Verhältnisse der *Trichotoxon*-Gruppe unter den Urocycliden. Sie geht Hand in Hand mit einer Verschmelzung der Pfeildrüsenscheide und des Oviducts, so daß die Vagina oben in den Pfeilsack mündet. Verlängerung, Verdopplung, ja Vervielfältigung des Pfeils, Zuschärfung der Spitze und Überzug mit einer borstigen Conchinschicht erzeugt die höchste Steigerung der Reizorgane schlechthin.

Ob man so weit gehen darf, die gespornte Kalkplatte auf dem Reizkörper von *Lytopelte* und *Toxolimax* hier einzureihen, unterliegt derselben Unsicherheit, wie die Deutung des fleischigen Reizkörpers bei den Ackerschnecken.

Unbedenklich dagegen ist der Liebespfeilapparat der Heliciden hierher zu rechnen, mit allen seinen Einzelheiten. Der Pfeil ist derselbe wie bei den Urocycliden. Nur die fingerförmigen Schleimdrüsen machen einige Schwierigkeiten in ihrer Herleitung. In ihrer typischen Form entsprechen sie ganz denen der Vaginuliden, in ihrer sackförmig erweiterten denen von *Ariophanta*. Bei *Zonitoides*, der kleinen Ausgangsform, ist der kurze Drüsenkegel noch nicht genügend untersucht, wohl aber bei den ganz entsprechend gebauten Cochlostylen. Hier sind viele kurze Drüsenschläuche von einer gemeinsamen Tunica umfaßt und zusammengehalten. Auffallend ist nur, daß manche Formen noch den einfachen Pfeildrüsenschlauch daneben haben. Bei *Leucochroa* ist er allein vorhanden in verkürzter Form. Hier geben Schnecken, wie *Epiphragmophora* oder *Trishoplita* unter den japanischen Eulotiden Aufschluß. Erstere hat bald eine Drüse, bald zwei, letztere in typischer Gestalt, noch mit Spindelverdickung, *Trishoplita* hat einen mittleren Pfeilsack mit Pfeil, an seiner Wurzel zwei symmetrische, leere Nebenpfeilsäcke je mit einer Drüse. Wir sehen, wie die ursprüngliche mittlere Drüse verschwindet und paarige bleiben. Weiterhin kann auch der Pfeilsack paarig werden, jeder mit einem Pfeil, dazu zwei leere Nebenpfeilsäcke u. dergl. an. Der Pfeil enthält kompliziertere Schneiden und wird schließlich beim Vorspiel abgeworfen und wieder erneuert. Die räumliche Trennung von Pfeilsack und Drüsen beruht auf der Verschmelzung der Pfeildrüse mit dem Oviduct, letzterer mündet in die Drüsenscheide ein, so gut wie bei *Trichotoxon*.

Läßt sich somit die Entwicklung und Umbildung des ganzen Pfeildrüsenapparates mit leidlicher Deutlichkeit überschauen, so bleibt ein Punkt ziemlich unklar, und zwar der Kardinalpunkt. Wir kennen die physiologische Bedeutung des Secretes nicht, weder bei der anfänglichen Lippendrüse, noch bei den vervielfältigten Schläuchen des Genitalapparates. Meisenheimer nimmt zwar an, das bischen Flüssigkeit aus den Schleimdrüsen von *Helix* diene zum Schlüpfrigmachen der Bahn beim Herausstoßen des Pfeiles, aber bei *Polytoxon* werden viele starke, borstige Pfeile durch die Löcher eines siebartig durchbrochenen Septums herausgebracht, ohne daß noch Schmierdrüsen da wären.

### Das Atrium genitale.

Beim Vorrücken der Zwitteröffnung und der Vereinigung der Genitalporen sind verschiedene Wege eingeschlagen: einfache Verschiebung oder Einstülpung des dazwischen liegenden Hautteiles, letztere durch Muskelzug von innen.

Der zweite Weg ist von *Oopelta* und wahrscheinlich von den meisten

Arioniden eingeschlagen; *Oopelta polypunctata* trägt noch auf den zurückgezogenen Hautlappen im Atrium die alte, anfangs äußere Samenrinne.

Vermutlich entspricht die Ligula der großen *Arion-* und *Anadenus*-Arten, die bei den kleineren in einfache Längsleisten umgewandelt ist, einem ebensolchen Hautlappen.

Ob einfache Verschiebung der Zwitteröffnung ohne alle weitere Einstülpung bei den Stylommatophoren vorkommt, bleibt ungewiß. Denn etwa selbst bei der Daudebardiensektion *Libania*, wo männliche und weibliche Öffnung unmittelbar am äußeren Genitalporus zusammentreffen, liegt doch der Bursagang weiter am Oviduct zurück, so daß eine Vagina dazwischen geschoben ist. Dies beruht auf weiterer sekundärer Einstülpung, vermutlich unter dem Druck des eindringenden Penis, der in erster Linie zur Vertiefung des Spermoviducts die Veranlassung gab (s. o.).

Bei unreifen Tieren sehen wir meist das Atrium als schlanken Schlauch zwischen die Geschlechtsöffnung und die einzelnen, oben ansitzenden Gänge eingeschaltet, ebenso noch bei der erwachsenen *Parmacellilla*. So aber bleibt es selten, sondern es erweitert sich nach den verschiedensten Seiten, je nachdem die Retractoren es ausziehen. Es beteiligt sich am Aufbau der verschiedenen Organe, worauf bisher meist wenig geachtet wurde. Zum Atrium gehören in erster Linie die Penisscheide und die Vagina. Beide können bei der Copula ausgestülpt werden, beide die Vereinigung der Partner übernehmen, die Vagina namentlich deutlich bei dem Arioniden *Geomalacus*. Vielleicht gehört auch die Scheide der Pfeildrüse zum Atrium. Der wechselnde Zug nach der einen oder anderen Seite bringt das Übertreten der Pfeildrüse bald auf den Penis, bald auf den Oviduct mit sich, das soviel Verwirrung angerichtet hat.

Es können aber auch noch Ausbuchtungen in anderer Richtung entstehen, der Blindschlauch von *Hesperarion*, der Vaginaldrüsenschlauch mancher Oncidiiden, eine dickwandige Tasche bei *Parmacella*.

Dieses ganze Territorium, bis zur Glans des Penis und zum Eintritt des Bursaganges ist als letzte Integumenteinstülpung auch am meisten zu allen den histologischen Umwandlungen befähigt, welche wir an der äußeren Haut kennen, von denen etwa die folgenden auffallen:

Zotten mit Cuticularüberzug, als Reiz- oder Haftorgane, in allerverschiedenster Lage und Ausbildung,

Leisten, Falten, Wülste, oft von Drüsen durchsetzt,

Drüsenbildungen, a) bloß als Becherzellen zwischen den Epithelzellen, oder b) als subepitheliale Phiolenzellen mit langen Hälsen, oder c) als eingestülpte Tubuli — a) weit verbreitet, b) im unteren Drüsenkranz um die Genitalöffnung von *Arion*, in den Zotten und der Wand der Seitentasche von *Parmacella*, c) als Ring an der Vagina von *Zonites* (*Hyalina*? asiatische *Parmacella*?), am Penis abessinischer Ackerschnecken, als lange, schließlich kompakte Drüsen am Atrium der *Amalia*,

Kalkabscheidungen innerhalb und außerhalb der Gewebe, im Bindegewebe der Penisscheide und ihres Wulstes bei *Amphidromus*, in den hohlen und soliden Liebespfeilen, im Kalksporn von *Lytopelte* und *Toxolimax*, in der dornigen Striegel auf der Ligula von *Anadenus*, im Penisstilet von *Planorbis*, in der Wand der Penisscheide von *Zonitoides*, als Ring um die Glans von *Helix acuta*, bei den letzten beiden vielleicht schon außerhalb ohne organische Grundlage — ganz außerhalb des Epithels in der Vagina von *Oncidiella*, in der Wand des Atriums von *Trichotoxon*, hier überall als kohlensaurer Kalk, als harnsaurer im Penis von *Oncidiella*. Die freien Kalkbildungen auf der Oberfläche haben ihr Gegenstück außerhalb der Genitalien allein in den Dermocalciten von *Parmacochlea* (S. 130).

Schließlich tritt vielfach Chondroidgewebe auf, ein verwickeltes Kapitel, und um so weniger scharf festzulegen, als sich wirklich die histologischen Grenzen mehrfach verwischen, in Oviduct und Vagina und im Penis da, wo Glans und Blindsäcke fehlen und ein einfaches Rohr sich allmählich in den Samenleiter verengert. Hier können bei Schnecken warmer Länder, wo Kalk zur Spermatophore tritt, die Concremente unter allmählicher Abnahme bis in den Samenleiter hinaufreichen.

### Beziehungen des Samenleiters zum Integument.

Der Schluß der äußeren Samenrinne zum Rohr und der Eintritt in den Hautmuskelschlauch ist klargelegt bei Basommatophoren und Soleoliferen. Schließlich tritt der Samenleiter noch weiter nach innen und ganz in die Leibeshöhle. *Bulimus ovatus* zeigt etwa den Übergang. Es lassen sich aber noch mehr solche Beziehungen nachweisen.

An der Penisscheide rückt nicht selten vom Hautmuskelschlauch ein Muskelcylinder empor, wohl meist indem er zugleich die Penisscheide durch Ausziehen der anliegenden Atriumpartie verlängert. Der Muskelcylinder, makroskopisch aus Ringfasern aufgebaut, tritt zu dem Penisrohr in verschieden innige Beziehung. Am unabhängigsten bleibt er da, wo das Vas deferens sich trennend dazwischen legt; es steigt am Penis in gewöhnlicher Weise hinunter und wieder hinauf, noch innerhalb des Muskelcylinders. Bei *Achatina* läßt sich verfolgen, wie der Samenleiter noch durch die Muskulatur des Integuments läuft, diese aber als Cylinder am Penis weit hinaufgeschoben ist. Hier tritt das Vas deferens scheinbar durch die äußere Cutiswand hindurch.

Das führt etwa zu vielen Raublungenschnecken über, nur daß dabei der Samenleiter bloß noch eine ganz kurze Strecke durch die Muskulatur läuft. Sie wird angezeigt durch das kleine Muskelbändchen, welche das Vas deferens am oberen Rande der äußeren unteren Muskelscheide befestigt. Beide, Bändchen und Muskelscheide, gehören dem Hautmuskelschlauch an, der hier hinaufgeschoben ist.

Die Deutung dieser Einrichtungen ist unklar genug. Die nächst-

liegende ist wohl die, das der Cylinder einen kräftigen Sphinkter bildet zum Verschluß des Genitalporus.

Symmetrie und Pseudobilateralität. Spaltung einzelner Organe.

Es ist auffallend, wie viele Einzelheiten an den Genitalien bilateral-symmetrisch angelegt sind. v. Ihering glaubt, zur Erklärung der Heliciden von paarigen Pfeilsäcken ausgehen zu sollen, wohl ohne die Konsequenzen solcher Schlußweise rückwärts zu verfolgen. Denn sie könnten nur darauf hinauslaufen, die Genitalien auch in ihren Endwegen als das Verschmelzungsprodukt paariger Antimeren aufzufassen. Hier liegt eine sehr merkwürdige Reihe vor, etwa von folgenden Tatsachen:

a) die Acini der Zwitterdrüse ordnen sich oft zu verschiedenen größeren Lappen, nicht selten zu zwei, bei Oncidiiden aber bilden sie unter Umständen 8 Lappen, von denen je 4 ihre Ausführgänge zunächst vereinigen, bis endlich die beiden nach längerem Verlaufe zum gewöhnlichen Zwittergange verschmelzen,

b) bei manchen Gehäuseschnecken, meist mit vielen Umgängen, ist die Zwitterdrüse in zahlreiche Gruppen von Acinis zerlegt, welche in fiedriger Anordnung von beiden Seiten her in den Zwittergang münden, bei anderen ist nur die eine Hälfte dieser Gruppen vorhanden, als wenn die andere verloren gegangen wäre,

c) bei den Oncidiiden ist die Eiweißdrüse paarig, in völlig symmetrischer Ausbildung,

d) bei den Oncidiellen kommt eine zwar einheitliche Oviductdrüse dazu, aber herzförmig mit symmetrischer Ausladung,

e) die Tubuli der Prostatarinne zeigen sehr oft fiedrige Anordnungen, am schärfsten die am freien Samenleiter von *Microcystis myops*,

f) während die Spermatophore zunächst mit einem spiraligen Längskamm versehen ist, kommen oft einzelne Dornen in streng symmetrischer Anordnung dazu, sehr deutlich etwa bei *Parmarion* und *Mariaella*; ihnen entsprechen symmetrische Gruben im Epiphallus, bei *Mariella* 2 symmetrische Blindsäckchen,

g) die Anzahl der Pfeile bei der *Trichotoxon*-Gruppe folgt streng symmetrischer Anordnung, *Spirotoxon* hat einen Pfeil, *Diplotoxon* 2 Paare, *Polytoxon* mehr bis viele Paare,

h) bei Heliciden verdoppelt sich der Pfeilsack in echter Symmetriestellung, ebenso die leeren Nebenpfeilsäcke, die allerdings bei Eulotiden zunächst als einheitliche Tasche auftreten,

i) die gleiche Symmetrie gilt für die Schleimdrüsen an der Vagina der Heliciden,

k) die Drüsenschläuche am Atrium der Amalien treten zunächst ringsum auf, dann ordnen sie sich zu zwei symmetrischen Gruppen, die schließlich auf eine Seite zusammenrücken,

l) die äußere Genitalrinne am Vorderkörper der Stylommatophoren, der Rest der Samenrinne, tritt ebenso auf der rechten wie auf der linken Seite auf,

m) der überzählige linke Penis der Weinbergschnecke, den Aschworth beschrieb, ist streng symmetrisch zum rechten.

Verdopplung oder Vervielfältigung einzelner Organe betrifft außer den unter g) bis i) genannten etwa folgende Fälle:

n) Vesiculae seminales an der Befruchtungstasche, z. B. bei *Succinea*,

o) Peniscoeca, Epiphallus von *Ostracolethe*,

p) die Pfeildrüsen bei den Vaginuliden,

q) die Pfeildrüsenscheide oder Clitoristasche der Parmacellen,

r) überzählige Penis, abnorm und wohl in keinem Falle funktionsfähig,

s) eine überzählige Bursa copulatrix.

Als echte Antimere sind wohl zunächst aufzufassen die Genitalfurchen der Stylommatophoren (l) und der abnorme linke Penis von *Helix pomatia* (m). Vielleicht gehört hierher auch die symmetrische Anlage der Zwitterdrüse (a und b), insofern die Möglichkeit besteht, daß sie auf symmetrisch geordnete, zerstreute Gonaden im Körper der *Turbellarien* zurückgehen. Alle übrigen Symmetrien fallen wohl unter entwicklungsmechanische Gesetze, die sich bisher schwer beurteilen lassen. Von den asymmetrischen Verdopplungen scheint nur die letzte, die der Bursa copulatrix, eine biologische Ursache zu haben, insofern die zweite auf eine Neueinstülpung unter dem Druck des Penis bei der Copula zurückweist, während die ursprüngliche erhalten blieb. Die übrigen könnte man einfach als Wucherungen bezeichnen.

### Selbstbefruchtung. Ausfall von Organen.

Die sicherste Grundlage bildet hier Künkels Nachweis, daß unsere Limaciden und Arioniden sämtlich sich selbst zu befruchten vermögen bei isolierter Aufzucht vom Ei an, daß dagegen unsere Pentatänien der Copula bedürfen.

Der gelegentliche Ausfall des Penis hat wohl mit Selbstbefruchtung nichts zu tun, außer bei *Agriolimax laevis*, wo er in den Tropen zur Regel wird. Hier scheint Fortpflanzung so selbstverständlich, wie der Ausschluß der Begattung.

Für gesichert dürfen wohl die Fälle gelten, wo entweder mehrere Spermatophoren im Penis angetroffen werden oder eine entleerte ebendaselbst, zugleich mit Vorrichtungen, die geeignet erscheinen, durch Ritzen oder Druck die Entleerung zu bewirken. Das trifft sich bei den kaukasischen Raublungenschnecken.

Ebenso deuten sekundäre Verbindungen zwischen männlichen und weiblichen Wegen oder zwischen der Bursa und der Befruchtungstasche

auf Überleitung des eigenen Spermas, das in jedem Falle erst die Prostata passiert haben muß. Die Verbindungen sind

zwischen Samenleiter und Bursa bei den Vaginuliden,

zwischen Penis und Bursa bei *Zonitoides* und einigen Testacellen,

zwischen Bursa und Befruchtungstasche bei einzelnen Clausilien und individuell bei Heliciden; in diesem letzten Fall ist das Divertikel des Bursaganges mit dem oberen Teil des Spermoviducts in offene Kommunikation getreten.

Wahrscheinlich hat man aber viel weiter zu gehen.

Wenn Pilsbry für eine amerikanische Patuliden angibt, daß sie in den feuchten Oststaaten Eier legt, im trocknen Felsengebirge dagegen vivipar ist, dann liegt die Vermutung nahe, daß das trockne Klima nicht nur die Eiablage, sondern auch die Begattung unterdrückt. Dem entspricht in der Anatomie der Mangel an Reizorganen: Pfeildrüse und Pfeilsack fehlen. Ein Überblick über die Clausilien und Verwandten, bei denen An- oder Abwesenheit der Pfeildrüse ebenso sporadisch verteilt sind wie die Viviparität oder Oviparität, scheint zu zeigen, daß in der Tat zwischen beiden Faktoren eine Abhängigkeit besteht. Auffällig ist es, daß anscheinend allen den amerikanischen Formen, denen nach ihrer Verwandtschaft wenigstens sporadisch eine typische Pfeildrüse am Penis zukommen müßte, diese fehlt, mit einziger Ausnahme einer Antillengruppe. Darf man so weit gehen, allen diesen Formen, einschl. etwa der *Placostylus* ohne Bursa, die Copula abzusprechen? Oder darf man daran denken, daß wenigstens der Weg, auf dem sie in ihre heutigen Wohnsitze gelangten, zeitweilig durch trocknes Klima führte und die Begattung unterdrückte? Besteht etwa die Möglichkeit, daß durch zeitweilige Unterdrückung der Copula die Pfeildrüse zum Ausfall gebracht wurde, daß aber nachher in feuchterer Umgebung die Copula wieder aufgenommen wurde, ohne daß das einmal ausgeschaltete Reizorgan wieder auftauchte? Hier liegt ein weites und fruchtbares Feld für künftige Experimente offen da. Es betrifft nicht nur die Pupiden im weiteren Sinne, sondern auch die Mehrzahl der Endodontiden.

Daß Selbstbefruchtung nicht nur bei den kaukasischen, sondern auch bei den Raublungenschnecken schlechthin vorwiegt, dafür spricht ebenso ihre mehr isolierte Lebensweise, wie der Wegfall der Reizorgane.

Die Anatomie liefert noch Hinweise in anderer Richtung. Manche Heliciden haben den Epiphallus, in entgegengesetzter Richtung natürlich, in ganzer Länge fest mit dem Penis verbunden. Das scheint nur möglich, wenn die Copula unterblieb. Die fertigen Organe sind schwerlich ausstülpungsfähig. Ein mechanisches Hindernis scheint auch bei den Achatinen vorzuliegen, wiewohl weniger sicher. Kurz hier haben Beobachtung der Lebenden und planmäßiges Experiment noch sehr viel zu leisten.

Retractoren des Geschlechtsapparates. Labile Morphologie. Wege der Artbildung.

Die Regel ist, daß der Penisretractor am Diaphragma entspringt. *Parmacella* verlegt die Stelle genau in die Mittellinie am vorderen Umfang des Lungenbodens, bei der Weinbergschnecke mit überzähligem Penis auf der linken Seite entspringen beide Retractoren ebenso zusammen in der Medianebene. Das wäre eine typische Musterlage. Es kann aber in Wahrheit nichts Verschiedeneres geben als Herkunft und Lage dieses Muskels, wenn man die Ausnahmen dazu rechnet. Einmal wechselt die Ursprungsstelle am Diaphragma, bisweilen fehlt er ganz, bisweilen ist er ein Zweig des Spindelmuskels und hat mit dem Diaphragma gar nichts zu tun. Wenn er der Regel nach vom Lungenboden kommt, kreuzt er sich gewöhnlich mit dem rechten Ommatophoren, um den er sich herumschlingt, in einem Falle mit beiden rechten Tentakeln, in anderen Fällen bleibt die Kreuzung aus, und er zieht einfach rechts außerhalb des Columellarissystems, und die Verschiedenheiten wiederholen sich bei nahen Verwandten innerhalb der Limaciden und Heliciden. Bei den Vaginuliden spaltet er sich und gibt einen Zweig ab an die Pfeildrüsenscheide. Bei manchen Vaginuliden besitzt der Penis noch sekundäre kurze Retractoren von benachbarten Stellen des Hautmuskelschlauches, ebenso bei *Amalia*. Nicht selten verbinden Muskelzüge den Penis mit dem zurückgeschlagnen Epiphallus.

Dazu kommen noch die verschiedenen Retractoren der übrigen Organe. Die Bursa ist meist durch einen muskulösen Strang an den Spermoviduct geheftet. Die Pfeildrüse hat in einfacher Form meist einen Retractor am Hinterende zum Boden der Leibeshöhle. Bei den Urocycliden erhält die verlängerte Penisscheide bisweilen eine ganze Reihe von Retractoren, die am Boden der linken Hälfte der Leibeshöhle entspringen. Dazu kommen noch allerlei Muskeln am Atrium im erweiterten Sinne, teils nahe dem Genitalporus, teils an der Penisscheide, teils an der Seitentasche der Parmacellen im ganzen Umfange, teils am Bursagange bei *Geomalacus*, der die Vagina als Copulationswerkzeug benutzt, teils am Flagellum bei *Paralimax* u. dergl. m.

Es leuchtet ein, daß hier allerlei lokale Verstärkungen von Mesenchymmembranen und -strängen vorliegen. Typisch ist höchstens der diaphragmatische Penisretractor, wenigstens bei den meisten Formen. Aber selbst sein wechselndes Verhalten gegenüber den Tentakeln beweist, daß sein peripherischer Teil kaum überall auf genau die gleichen Elemente bezogen werden darf. Die Gesetzmäßigkeit, die vielleicht auch hier herrscht, läßt sich nicht erkennen, solange wir nicht genaueren Einblick haben in das Mesenterialgerüst und die Abgrenzung der Bluträume in der Leibeshöhle, wie früher erörtert. Sie scheinen nicht übermäßig konstant zu sein.

Das ergibt sich schon aus der Lage der Genitalien in der Leibeshöhle vor und nach der Copula. Beim *Limax maximus* findet man keineswegs immer den langen Penis in genau der gleichen Lage, bisweilen ist er gestreckt, bisweilen liegt der mittlere Teil weiter hinten als das Ende, das wieder nach vorn läuft. Die vielen Pfeildrüsen der Vaginuliden suchen sich bald mehr über, bald mehr unter dem Darm ein Unterkommen. Diese Seite ist noch fast gar nicht beachtet, und ich kann über die Andeutungen nicht hinauskommen. Aber es scheint, als wenn die topographische Morphologie hier noch keineswegs gefestigt, vielmehr noch ziemlich labil wäre. Schon die reichlichen Abnormitäten, Verdopplungen und Defekte weisen in dieser Richtung. Bei einer *Gadinia*, um eine weitere hinzuzufügen, war der Samenleiter gegabelt, nachher vereinigten sich die Äste wieder. Die Unregelmäßigkeiten sind bei normalen Exemplaren beträchtlich. Man findet auch bei äußerlich gleichen Stücken mancherlei Abweichungen in der Konfiguration und Retraction der sonst gleichen Organe, bald sind die Retractoren in toto verkürzt, bald bloß die eine Hälfte, während die andere einen dünnen, sehnenartigen Strang bildet. Wenn der Penis bei der Copula die Spermatophore gegen die Wand der Bursa preßte, so drückt er vielleicht die nächste beim nächsten Coitus gegen die erste (s. o. *Amalia*). Die Spermatophore dringt bei *Helix* bald in den Bursagang, bald in dessen Divertikel ein. Wiederholt sich bei günstigem Wetter die Begattung oft und schnell hintereinander, so wird der Weg zur Bursa und in dieselbe durch die vielen Spermatophoren (— wir hatten gelegentlich ein Dutzend und mehr zu verzeichnen —) verstopft, und der Penis kann weniger tief eindringen. Der Blutdruck, der die Genitalien ausstülpt, bleibt jedoch derselbe. Da versteht es sich fast von selbst, daß die ausgestülpten Organe eine andere Form annehmen müssen, als wenn dem Penis das Eindringen erleichtert ist. So können wohl leicht Verschiebungen in dem gegenseitigen Verhältnis zwischen Atrium, Penisscheide, Vagina und Pfeildrüsenscheide eintreten; und es ist anzunehmen, daß solche Verschiebungen bei einer Copula sich bei der nächsten wiederholen und konstant werden. Dafür etwa folgende Gründe:

Vorspiel und Copula sind in dem ziemlich gleichmäßigen Leben die Momente höchster Erregung und höchster dramatischer Steigerung. An solche Momente knüpft die Mneme, um mich des Ausdrucks zu bedienen, mit verstärkter Kraft an. Bei einer kaukasischen Ackerschnecke glaubte ich, als Begattungszeichen einen schwarzen Fleck am Penis nachweisen zu können unmittelbar am Eintritt des Samenleiters, d. h. an der Stelle, die beim ausgestülpten Organ die Spitze gebildet hatte und dem höchsten Blutdruck unterworfen war. Hier hatte die kurze Exposition an die freie Luft genügt, um das Pigment hervorzurufen, wahrscheinlich, weil nervöse Erregung und hoher Blutdruck die Disposition geschaffen hatten. Ebenso wird eine Gehäuseschnecke gemeldet, wo nur ein Individuum

Pigmentierung der Endwege zeigte bei gleichzeitiger Füllung des Uterus, also nach erfolgter Begattung (s. o.). Hierher gehört auch die Nische im Bursagang einer *Parmacella*, der Anfang einer neuen Bursa, in welcher der Penis eines Partners das Fadenende einer Spermatophore befestigt hatte (s. o.). Es ergeben sich also schon mit einiger Sicherheit allerlei histologische und morphologische Folgen der Copula, die mit dem eigentlichen Zweck, der Befruchtung, nichts zu schaffen haben.

Nun liegt es nahe genug, die feinen und doch so erheblichen Differenzen, die von einigen *Urocyclus*-Arten angegeben wurden und die Gruppierung der Endorgane betrafen, auf solche halb zufällige Abweichungen bei der Copula zurückzuführen, wie sie vorhin abgeleitet wurden. Damit aber hätten wir einen der wichtigsten Faktoren der Abbildung.

### Mutmaßliche Phylogenie der Genitalorgane.

Die Zwitterdrüse ist wahrscheinlich von den Turbellarien her ererbt, unter Verschmelzung von Eierstock und Hoden.

In der Entwicklung der Geschlechtswege dürften drei aufeinander folgende Stufen zu unterscheiden sein, die in der Morphologie und Histologie ihren Ausdruck finden:

a) Der Zwittergang trägt ein gleichmäßiges Epithel mit Wimpern, selten ohne solche, kaum mit eingestreuten Becherzellen;

b) der Spermoviduct wird stark secretorisch, die Drüsenzellen rücken vielfach unter das Epithel, das meist zur schmalen Stützzelle umgewandelt wird, — die Forderung, die Thiele an den Nachweis ectodermaler Abstammung stellte,

c) das Atrium mit seinem Zubehör, Penisscheide, Vagina, Pfeildrüsenscheide und mancherlei Nischen zeigt die ganze histologische Komplikation, deren die Haut fähig ist, Drüsen verschiedenster Art, Cilien, Cuticula, Pigment, Chondroidgewebe, Kalk, im Gewebe und nach außen abgeschieden.

Die Bursa zeigt etwa den Übergang zwischen b) und c), die Eiweißdrüse den zwischen a) und b).

Die Vermutung liegt nahe, daß die drei Stufen auch phylogenetische Berechtigung haben. Dann hätte anfangs der Geschlechtsweg sich auf den Zwittergang beschränkt, wobei wahrscheinlich die Befruchtungstasche als erste Bursa copulatrix diente. Auf der zweiten Stufe hätte sich der Spermoviduct herausgebildet; sie hätte etwa zu Formen wie *Pythia* geführt, wo sich an die Zwitteröffnung eine äußere Samenrinne anschloß. Den klarsten Ausdruck fanden die Drüsen vielleicht bei den getrennten Gängen der Vaginuliden. Die dritte Stufe fehlt den Soleoliferen (*Ditremata*), alle übrigen haben sie erreicht durch Zusammenschluß der Zwitteröffnung mit der vorderen männlichen.



# Erklärung von Tafel XXXV.

Geschlechtswerkzeuge von beschalten Stylommatophoren.

Fig.

1. *Microcystis coccinea.* Geschlechtswerkzeuge.
2. *Microcystis myops.* Geschlechtswerkzeuge. Die vermutliche Pfeildrüse (*b.c*) wird von Semper als Peniscoecum aufgefaßt.
3. *Trochomorpha bicolor.* Penis, geöffnet. *a* Glans. *b* Ein dieselbe stützender Lappen. *c* Lappen in der Wand = Reizkörper?
4. *Trochomorpha timorensis.* Penis, geöffnet.
5. *Martensia mossambicensis.* Geschlechtswerkzeuge ohne die Zwitterdrüse. Das als Prostata (*p.r*) bezeichnete Organ ist vermutlich die Pfeildrüse.
6. *Everettia Moellendorffi.* Geschlechtsendwege mit geöffneter Pfeildrüsenscheide.
7. Die Spitze des Liebespfeiles von derselben.

7b. Die Spitze des Liebespfeiles von *Ariophanta javanica.*

8. *Rotula rufa.* Kopfende der Spermatophore.
9. *Achatina panthera.* Geschlechtswerkzeuge.
10. Die Geschlechtsendwege mit geöffneter Penisscheide von derselben Schnecke.

11—13. *Amphidromus palaceus.*

11. Geschlechtswerkzeuge.
12. Vagina, geöffnet.
13. Penis, geöffnet.
14. Querschnitt durch die Glans von *Amphidromus chloris.*

*alb.gl* Eiweißdrüse. *ap* Appendix des Flagellums. *c.d* Kalkdrüse. *Cl* Atrium genitale. *c.r.p* Coecum retractoris penis. *Dh* Zwittergang. *Dv* Befruchtungstasche. *ep* Epiphallus. *Ep* Epithel. *fl* Flagellum. *f.ov* Eileiter. *f.p* Glans des Penis. *g.a* Eiweißdrüse. *Gh* Zwitterdrüse. *hd* Zwittergang. *h.gl* Zwitterdrüse. *K* Kalk. *Lm* Längsmuskeln. *Mr* Penisretractor. *ov* Eileiter. *p* Penis. *p.r* Pfeildrüse (in Fig. 5). *pr* Prostata. *r.d* Bursagang. *r.m* Penisretractor. *Rm* Ringmuskeln. *r.p* Penisretractor. *R.s*, *rs* Bursa copulatrix. *U* Uterus. *U'* Eileiter. *U''* Vagina. *ut* Uterus. *vd* Samenleiter. *vg. Vg* Vagina.

Fig. 1. 2. 5. 7b. 8 nach Semper. 3. 4. 6. 7. 9. 10 nach Wiegmann. 11—13 nach Collinge. 14 nach Jacobi.



C.F. Winter'sche Verlagshandlung, Leipzig.

Lith Anst. v. E.A. Funke, Leipzig

# Erklärung von Tafel XXXVI.

Geschlechtswerkzeuge beschalter Stylommatophoren.
(Heliciden s. l.).

Fig.

1 und 2. *Planispira exceptiuncula.*

1. Genitalapparat, Endwege.
2. Penis, geöffnet.
3. *Planispira zonalis*, geöffneter Penis.

4 und 5. *Cochlostyla* (*Helicostyla*) *pythogastra.*

4. Genitalapparat.
5. Liebespfeil.
6. Längsschnitt durch die Pfeildrüse von *Cochlostyla Butleri.*
7. Geöffneter Penis von *Cochlostyla smaragdina.*
8. Geöffneter Penis (Penisscheide) von *Cochlostyla dataensis.*

9. und 10. *Trishoplita pallens.*

9. Genitalapparat.
10. Liebespfeil, daneben sein Häkchenbesatz.
11. Genitalendwege von *Chloritis sanziana.*

11 a. Penis derselben, geöffnet.

12. Genitalapparat von *Chloraea fodiens.*
13. Liebespfeil von *Chloraea benguetensis.*
14. *Acusta laeta.* Pfeildrüsenapparat.

14 a. Zwitterdrüse.

15. Pfeildrüsenscheide von *Eulota sphinctostoma* mit Längswülsten *w.*

15 a. Querschnitt durch drei dieser Wülste.

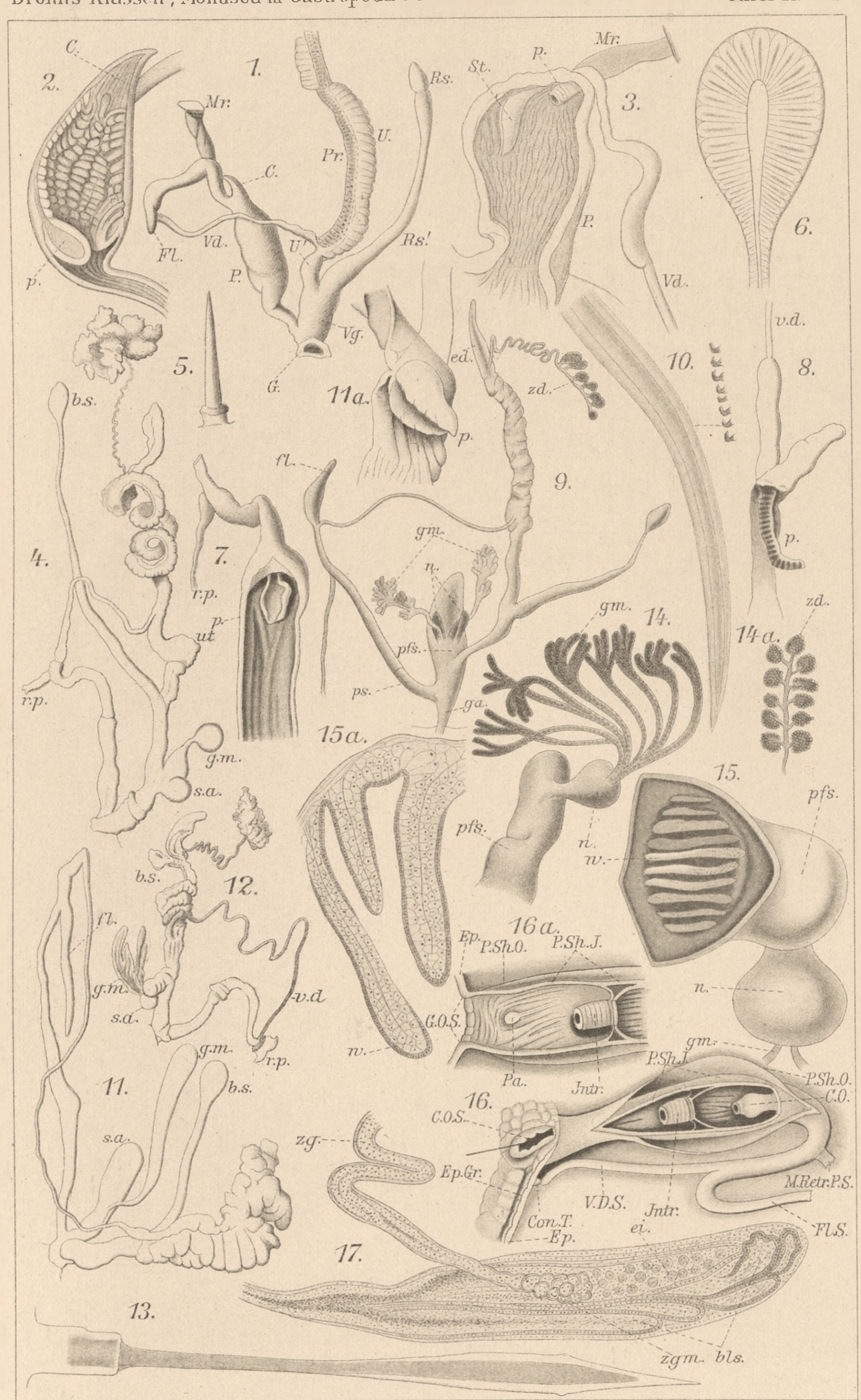
16. Der überzählige linke Penis einer *Helix pomatia*, in der oberen Hälfte geöffnet.

16 a. Derselbe, untere Hälfte, geöffnet.

17. Befruchtungstasche von *Helix pomatia*, Oberflächenansicht.

*bls* Blindschläuche der Befruchtungstasche. *b.s* Bursa copulatrix. *C* Coecum. *Con.T* Bindegewebstrang, der das Blindende des überzähligen Samenleiters an die Haut heftet. *C.O* Glans. *ei* Eier. *Ep* Epidermis. *Ep. Gr.* Hautfurche. *Fl*, *fl*, *Fl.S* Flagellum. *G* Geschlechtsöffnung. *g.m* Pfeildrüse. *G.O.S* Überzählige Geschlechtsöffnung. *Intr* Innere Penisscheide. *Mr*, *M. Retr. P.S* Penisretractor. *n* Nebenpfeilsack. *P*, *p* Glans. *pfs* Pfeilsack. *Pr* Prostata. *ps* Penisscheide. *P.Gh.I* Innere Penisscheide. *Rs* Bursa copulatrix. *Rs'* Bursagang. *s.a* Pfeilsack. *St.* fleischiger Reizkörper. *U* Uterus. *U'* Eileiter. *V.d*, *vd*, *V.D.S.* Samenleiter. *Vg* Vagina. *w* Wülste der Pfeildrüsenscheide. *zd* Zwitterdrüse. *zg* Zwittergang. *zgm* Mündung des Zwitterganges.

Fig. 1—3 nach Wiegmann. 4—8, 11—13 nach Semper. 9, 10, 14, 15 nach Jacobi. 16 nach Ashworth. 17 nach Meisenheimer.



C.F. Winter'sche Verlagshandlung, Leipzig.

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig

# Erklärung von Tafel XXXVII.

Geschlechtswerkzeuge von Helix und von Raublungenschnecken.

Fig.

1. *Archelix punctata.* Genitalapparat.
2. *Plutonia atlantica.* Genitalapparat.

2a. Oviduct und Bursa derselben. Der oben geöffnete Oviduct zeigt die Pfeilpapille.

3. *Parmacellilla.* Genitalapparat. Links unten ein Teil der Prostata, rechts der Verlauf des Samenleiters. Die gelben und roten Farben entsprechen der Natur
4. *Daudebardia* (*Libania*) *Saulzyi.* Genitalapparat.
5. *Testacella fischeriana.* Genitalendwege.
6. *Phrixolestes adsharicus.* Genitalendwege.
7. Penis derselben Schnecke, geöffnet.
8. Reizkörper (Ritzer) von derselben.
9. *Trigonochlamys imitatrix.* Spermatophore aus dem Penis in verschiedener Ansicht, durch Druck der Wülste entleert.
10. Geöffneter Penis von *Hyrcanolestes velitaris* mit zwei Spermatophoren.
11. *Pseudomilax Ananowi.* Genitalapparat. Bei + hört die äußere Muskelscheide auf.

12 und 13. *Paryphanta Hochstetteri.*

12. Querschnitt durch die Mündung der Eiweißdrüse in den Zwittergang.
13. Querschnitt durch die Einmündung des Zwitterganges in den Spermoviduct.

*a.g*, *at* Atrium genitale. *b.c* Bursa copulatrix. *def* Samenleiter. *Dh* Zwittergang. *E* Epiphallus. *ei* Eiweißdrüse. *ep* Epiphallus. *ep alb* Epithel des Ausführgangs der Eiweißdrüse. *Fl*, *fl*, *fl'* Flagellum. *Gh* Zwitterdrüse. *Gm* Pfeildrüse. *Mr* Penisretractor. *osp*, *ospd* Spermoviduct. *o.w* oberer Wulst im Penis. *P*, *p*, *pe*. Penis. *Pfs* Pfeilsack. *prs* Prostataschläuche. *p.s* Muskelscheide des Penis. *r at* Retractor atrii. *rec* Bursa copulatrix. *rk* kalkiger Reizkörper (Ritzer). *rp* Penisretractor. *Rs* Bursa copulatrix. *Rs'* Bursagang. *Rs''* Divertikel des Bursaganges. *sp* Spermatophore. *u.w* Unterer Wulst im Penis. *vag* (Fig. 5) Eileiter. *Vd*, *vd* Samenleiter. *Vg* Vagina. *zd* Zwitterdrüse. *zg* Zwittergang.

Fig. 1 nach P. Hesse. 2—4, 6—11 nach Simroth. 5 nach Plate.
12. 13 nach Beutler.

C. F. Winter'sche Verlagshandlung, Leipzig.

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig



Metzger & Wittig, Leipzig.